АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 57

10

ОКТЯБРЬ

ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

ЛЕНИНГРАД 1972

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ • ТОМ 57 (1972) № 10

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

Е. Г. Бобров, *М. М. Голлербах*, *П. М. Жуковский*, *О. В. Заленский*, *Е. М. Лавренко* (главный редактор), *Д. В. Лебедев*, *Г. Г. Левин* (секретарь), *С. Ю. Липшиц*, *Б. Н. Норин* (зам. главного редактора), *В. М. Понятовская*, *Т. А. Работнов*, *В. И. Разумов*, *Л. Е. Родин*, *И. Д. Романов*, *А. К. Скворцов*, *В. Б. Сочава*, *А. Л. Тахтаджян*, *Б. А. Тихомиров*, *А. И. Толмачев*, *Ан. А. Федоров*, *Б. А. Юрцев*, *М. С. Яковлев* (зам. главного редактора).

EDITORIAL BOARD

E. G. Bobrov, *An. A. Fedorov*, *M. M. Hollerbach*, *E. M. Lavrenko* (Editor-in-Chief), *D. V. Lebedev*, *H. G. Levin* (Secretary), *S. J. Lipschitz*, *B. N. Norin* (Associate Editor), *V. M. Poniatovskaja*, *T. A. Rabotnov*, *V. I. Razumov*, *L. E. Rodin*, *I. D. Romanov*, *A. K. Skvortsov*, *V. B. Soczava*, *A. L. Takhtajan*, *B. A. Tikhomirov*, *A. I. Tolmatchev*, *M. S. Yakovlev* (Associate Editor), *B. A. Yurtsev*, *O. V. Zalensky*, *P. M. Zhukovsky*.

УДК 634.948 : 633.872 (477)

Ю. Р. Шеляг-Сосонко

АЦИДОФИЛЬНЫЕ ДУБРАВЫ УКРАИНЫ

С 1 рисунком

Yu. R. SHELYAG-SOSONKO. ACIDOPHILIC OAK GROVES OF THE UKRAINE

В статье рассмотрено распространение на Украине ацидофильных дубовых лесов и их экология. Установлено, что ацидофильные и базифильные дубравы сохранились значительно лучше по сравнению с дубово-грабовыми лесами со времени формирования их в среднем голоцене. Прослежено развитие основных звеньев дубовых лесов — дубрав базифильных, нейтрофильных и ацидофильных.

К дубовым лесам или дубравам А. Хитрово (1907), Г. Н. Высоцкий (1913), Г. Ф. Морозов (1931) и В. Н. Сукачев (1934) относили чистые дубовые или с примесью других широколиственных пород насаждения, независимо от почв, на которых они растут. Е. В. Алексеев (1925) дубовые леса в широком понимании отнес к двум группам типов: грудам и дубравам. По Алексееву, груды — типы смешанных насаждений, в которых *Quercus robur* L. почти равноправен с *Fraxinus excelsior* L., *Carpinus betulus* L., *Tilia cordata* Mill., *Acer campestre* L., *Picea abies* (L.) Karst. и другими породами. Это тенистые, обязательно с двухъярусным древостоем и без яруса подлеска насаждения на серых лесных суглинках или дерново-подзолистых супесчаных почвах. Дубравы, по мнению этого автора, представляют собой чисто дубовые одноярусные насаждения с густым ярусом подлеска. Приурочены дубравы к оподзоленным черноземам или дерново-карбонатным почвам. Согласно этому делению, дубовые леса на серых лесных почвах, по Морозову (1931), или липовый дубняк, грабовый дубняк, полевокленовый дубняк и подборовой дубняк, по Высоцкому (1913), соответствуют грудам Алексеева, а дубравы на черноземах Морозова или дубняк с кустарниковым подлеском Высоцкого — дубравам Алексеева. Украинские лесотипологи вслед за Алексеевым (1925) относили дубовые леса вначале к двум группам типов (Погребняк, 1927, 1928, 1931; Воробйов, 1927, 1928; Воробйов, Погребняк, 1929; Кожевников, 1931). Тут надо отметить, что Д. В. Воробьев (1928), принимая такое деление дубовых лесов, указывал, что лучше было бы название «груд» применять к условиям лесопроизрастания, а название «дубрава» к типам леса. На наш взгляд это более правильно. Позже украинские лесотипологи дубравы и груды в понимании Алексеева (1925) объединили в одну группу типов Д-грудов (Воробьев, 1953, 1967; Герушинский, 1957; Остапенко, 1961; Пятницкий, Изюмский, 1966) или дубрав (Погребняк, 1941, 1955, 1963; Жуков, 1949; Лавриненко, 1954). Дубравы же в понимании Алексеева были выделены как кальцефильный вариант, а груды в его понимании — как ацидофильный вариант группы Д (Погребняк, 1941, 1955, 1963; Воробьев, 1953, Лавриненко, 1954; Пятницкий, Изюмский, 1966). Ацидофильный вариант грудов (дубрав) связан с серыми лесными суглинистыми почвами, а кальцефильный — с оподзоленными черноземами. Наши исследования дубовых лесов Западного

---

[1] Чистыми насаждениями Г. Ф. Морозов (1931) ~~считал такие, в которых~~ примесь других пород составляет меньше 20%.

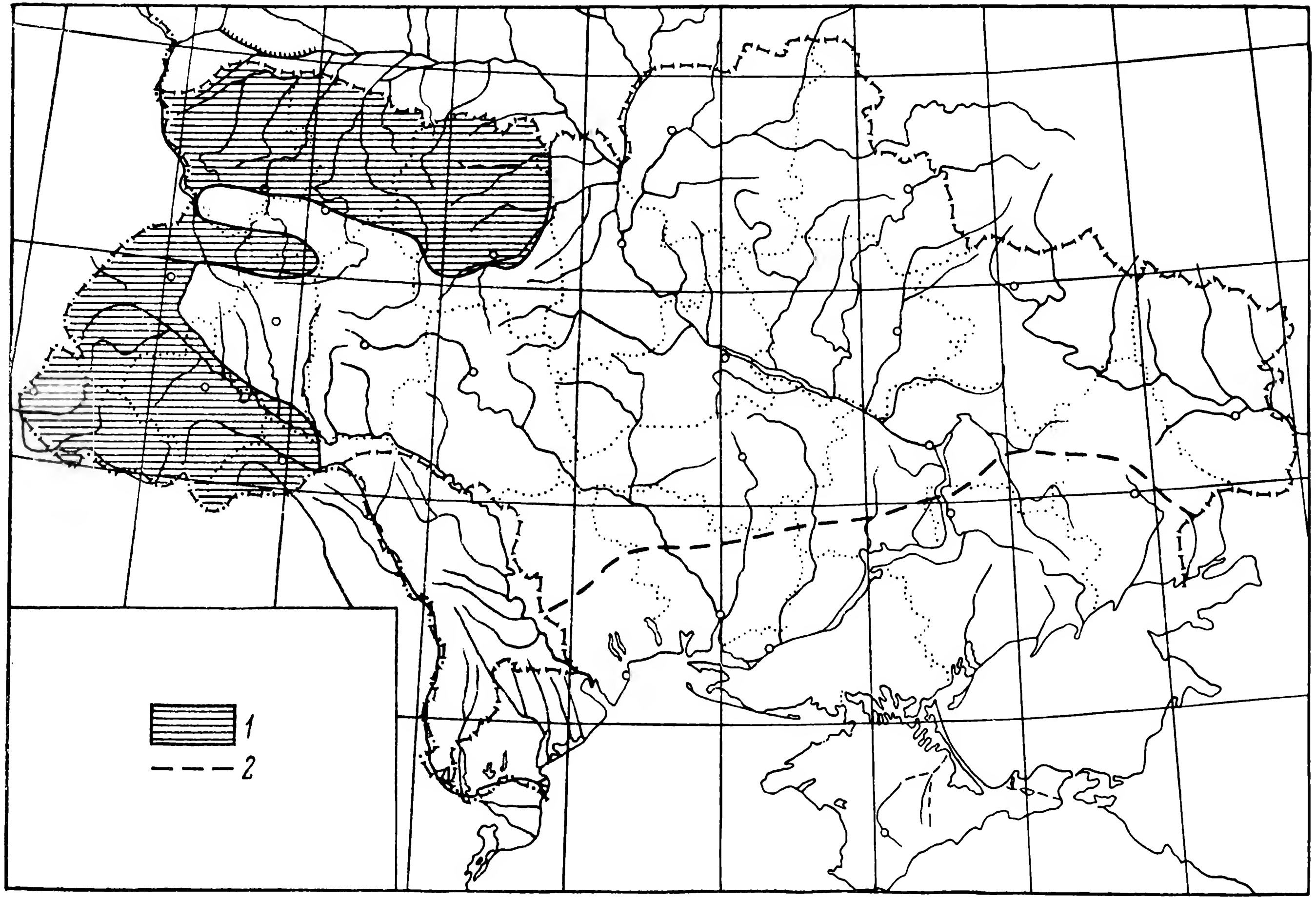
и Правобережного Полесья, Прикарпатья и Росточья показали, что [на этой территории встречаются коренные чистые дубовые леса, приуроченные к дерново-слабоподзолистым и дерново-среднеподзолистым супесчаным почвам, которые подстилаются лёссовидными суглинками, мергелями или карбонатной мореной на глубине до 2 м. Гумусно-элювиальный горизонт этих почв имеет pH=3.6—6.9 и содержание гумуса 1.84—3.95%. По своим экологическим показателям (типу почвы, ее кислотности, плодородию и увлажнению) дубовые леса Прикарпатья, Западного и Правобережного Полесья Украины аналогичны дубовым лесам атлантических и субатлантических районов Западной и Средней Европы. Эти дубовые леса распространены в умеренной зоне на территории, коэффициент увлажнения которой больше 1.2. Встречаются они преимущественно на равнинных территориях к северу от альпийско-карпатской дуги. Изредка они заходят в Альпы и Пиренеи до высоты 1000—1200 м над ур. м. На Украинских Карпатах они доходят до высоты 500—600 м. Европейские геоботаники, стоящие на позициях франко-швейцарской геоботанической школы (Malcuit, 1929; Tüxen, 1930, 1931, 1937, 1955; Braun-Blanquet, 1932, 1952; Moor, 1938, 1960; Klika, 1940, 1955; Braun-Blanquet u. Tüxen, 1943; Knapp, 1948; Galoux, 1949; Lebrun, Noirfalise, Heinemann et Vanden Berghen, 1949; Oberdorfer, 1949, 1957; Fiedler, 1956; Mikyška, 1963; Neuhäusl u. Neuhäuslová-Novotná, 1966, 1967, и др.), относят эти леса к атлантическим и субатлантическим ацидофильным дубовым и смешанно-дубовым лесам союза Quercion roboris-petraeae (Quercion roboris). Почвы под лесами этого союза дерново-подзолистые, глинисто-песчаные или супесчаные разной степени оглеенности с pH=3.5—5.5 и содержанием гумуса, равным 2—3%, иногда выше, но не больше 5% (Adriani, 1937; Vlieger, 1937; Etter, 1943; Galoux, 1949; Vanden Berghen, 1956; Mikyška, 1963; Braun-Blanquet, 1964; Neuhäusl u. Neuhäuslová-Novotná, 1967, и др.). Союз Quercion roboris-petraeae относится к порядку Quercetalia robori-petraeae (Tüxen, 1931; Braun-Blanquet, 1932; Moor, 1938), который И. Браун-Бланке и Р. Тюксен (Braun-Blanquet u. Tüxen, 1943) отнесли к самостоятельному классу Quercetea robori-petraeae — ацидофильных лесных и кустарниковых сообществ сильно кислых и бедных глиной почв.

Д. В. Воробьев (1927), П. С. Погребняк (1927) и Воробьев и Погребняк (1929) на Правобережном Полесье Украины среди других лесов описали груды или грабовые дубравы. К грудам на этой территории ими были отнесены и дубовые леса, которые по фитоценотическому строению соответствуют дубравам в понимании Е. В. Алексеева (1925) и которые авторы в то время признавали как самостоятельную группу типов, такую же далекую от грудов, как и от сугрудков (Воробйов і Погребняк, 1929). Это видно хотя бы из того, что при характеристике грудов они указывают на присутствие яруса подлеска, в то время как груды (смешанные широколиственные леса) имеют обязательно хорошо сформированный двухъярусный тенистый древостой и не имеют сформированного яруса подлеска (Высоцкий, 1913; Алексеев, 1925). Более того, Воробьев (1927 : 93) при характеристике влажной грабовой дубравы (влажные груды) пишет: «Сюда также отнесено несколько сообществ, которые совсем не имеют граба». Такое положение сложилось вследствие того, что эти авторы выделяли группы типов (боры, субори, сугрудки и груды) на основании плодородия почвы без учета фитоценотической структуры и генезиса лесов, в данном случае дубовых.

Как мы указывали выше, рассматриваемые дубовые леса имеют светлые одноярусные древостои, хорошо сформированный ярус подлеска и по своей фитоценотической структуре аналогичны дубравам в понимании Алексеева (1925). Гумусно-элювиальный почвенный горизонт под ними имеет кислую реакцию (pH=3.6—5.9). По И. Браун-Бланке (Braun-Blanquet, 1964 : 342), фитоценозы на почвах с pH $<$ 6.7 относятся к ацидофильным. Он различает сильноацидофильные (pH $<$ 5.2), умеренно ацидофильные (pH=5.3—6.0) и слабоацидофильные (pH=6.1—6.7) сообщества. Близкую шкалу кислотности дают В. Матушкевич и А. Матушкевич (Matuszkiewicz i Matuszkiewicz, 1956a). Согласно их данным, к нейтральным относятся сообщества на почвах с pH=6.8—7.3, к слабокислым с pH=6.0—6.5, кислым с pH=4.8—5.8 и сильнокислым с pH=4.0—4.5.

Таким образом, ацидофильным вариантом дубрав в понимании Е. В. Алексеева (1925) как фитоценозов с одноярусным древостоем и хорошо сформированным ярусом подлеска являются описанные нами в Прикарпатье, Росточье, на Западном и Правобережном Полесье УССР дубовые леса на дерново-подзолистых почвах. Основной ареал этих лесов находится в атлантических и субатлантических районах Западной и Средней Европы. На территории Украины, кроме указанных районов, они еще встречаются в Закарпатье, где были описаны Ф. А. Гринем (1954). Таким образом, на Украине через Закарпатье, Прикарпатье, Росточье и Правобережное Полесье проходит восточная граница ареала ацидофильных дубовых лесов (см. рисунок). Встречаются они и на соседней с Украиной территории Белорусской ССР (Юркевич, 1960; Юркевич, Гельтман, 1965). Наиболее характерными ассоциациями ацидофильных дубрав Украины являются: дубрава крушиново-молиниевая (Quercetum franguloso-moliniosum), дубрава крушиново-трясункоосоковая (Quercetum franguloso-caricosum [brizoidis]), дубрава лещиново-трясункоосоковая (Quercetum coryloso-caricosum [brizoidis]), дубрава лещиново-ожиковая (Quercetum coryloso-luzulosum [luzuloidis]) и дубрава лещиново-кисличная (Quercetum coryloso-oxalidosum).

Дубрава крушиново-молиниевая встречается изредка в Прикарпатье и очень редко на Полесье. Отдельные небольшие участки ее были описаны нами на второй террасе рек Березницы и Стрыя на территории Стрыйского района Львовской области. Приурочена ассоциация к равнинно-сниженным участкам с дерново-подзолистыми поверхностно-оглеенными (в Прикарпатье) почвами с pH=3.6—3.9. Древостой одноярусный, с сомкнутостью крон 0.8—0.9. Образует его *Quercus robur* с примесью до 0.2 *Popupus tremula* и единичными деревьями *Betula verrucosa* Ehrh., *Alnus glutinosa* (L). Gaertn.; кроме того, на Полесье — *Pinus silvestris* L., а на Прикарпатье — *Picea abies* (L.) Karst. В 70 лет дуб обыкновенный *Quercus robur* имеет среднюю высоту 17—18 м, средний диаметр 28—30 см и III бонитет. Подлесок (0.2—0.4) образует крушина *Frangula alnus* Mill. с примесью единичных экземпляров *Sorbus aucuparia* L., *Corylus avellana* L., *Salix cinerea* L., а в Прикарпатье еще и *Daphne mezereum* L. В травостое с общим покрытием 30—40% преобладает молиния *Molinia coerulea* (L.) Moench — 20—30%, с участием по проективному покрытию от 1 до 5% *Carex brizoides* Jusl. ex L., *Calamagrostis arundinacea* Roth, *Dryopteris cristata* (L.) A. Gray. С покрытием до 1% встречаются *Lysimachia vulgaris* L., *Galium vernum* Scop., *Galium schultesii* Vest, *Dryopteris filix-mas* (L.) Schott, *Potentilla erecta* (L.) Hampe, *Ajuga reptans* L., *Athyrium filix-femina* (L.) Roth, *Majanthemun bifolium* (L.) F. W. Schmidt, *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn, *Rubus saxatilis* L., *Deschampsia caespitosa* P. B., *Trientalis europaea* L., *Cnidium dubium* (Schkuhr) Thell., *Juncus effusus* L., *Convallaria majalis* L., *Senecio nemorensis* L. и др. В моховом покрове встречаются *Polytrichum commune* Hedw. (5%), *Pleurozium schreberi* Mitt., *Hylocomium proliferum* Lind. и *Mnium medium* Bryol. Эта ассоциация в отношении кислотности почвы под ней представляет собой наиболее крайнее звено среди ацидофильных дубовых лесов Украины. В экологическом отношении она близка к субассоциации (варианту) Querceto-robori-Betuletum molinietosum ассоциации Querceto-Betuletum (Tüxen, 1930, 1937, 1955; Boudru, 1949; Lohmeyer, 1952; Passarge, 1953; Van-den Bergen, 1956; Fukarek, 1961, и др.). В флористическом отношении рассматриваемая ассоциация отличается от западноевропейской субассоциации Querceto-robori-Betuletum molinietosum отсутствием атлантических видов *Lonicera periclymenum* L., *Hypericum pulchrum* L., *Teucrium scorodonia* L., *Lathyrus montanus* Bernh, *Ilex aquifolium* L., являющихся характерными видами для союза Quercion robori-petraeae. Общими для них являются почти все характерные, дифференциальные и сопутствующие



Схематическая карта распространения ацидофильных дубовых лесов на территории Украины.

1 — территория распространения ацидофильных дубрав; *2* — южная граница ареала дубовых лесов.

виды (*Populus tremula* L., *Majanthemum bifolium* (L.) F. W. Schmidt, *Veronica officinalis* L., *Luzula pilosa* (L.) Willd., *Frangula alnus* Mill., *Dryopteris spinulosa* L., *Potentilla erecta* Hamp., *Melampyrum pratense* L., *Polytrichum commune* Hedw.).

Дубрава крушиново-трясункоосоковая встречается небольшими участками в Прикарпатье, Западном и Правобережном Полесье. Как исключение отдельные участки ее могут занимать площадь до 10 га, например в Дзержинском лесничестве Бердычевского лесхоззага Житомирской области. Приурочена она к равнинным, слегка сниженным водоразделам или ко вторым террасам с дерново-подзолистыми глеевыми почвами. Древостой одноярусный, с сомкнутостью крон 0.7—0.9, образован дубом *Quercus robur*, который в возрасте 80—100 лет имеет среднюю высоту 21—25 м, средний диаметр 24—36 см и II бонитет, реже — высоту 20—22 м и III бонитет. Кроме того, встречаются от единично до 0.2 *Populus tremula*, а единично *Betula verrucosa* и *Alnus glutinosa*. Подлесок (0.2—0.6) образует крушина *Frangula alnus* Mill. с незначительным участием *Corylus avellana* L., *Sorbus aucuparia*, *Padus racemosa*, *Thelycrania sanguinea* (L.) Fourr., а в Прикарпатье еще и *Juniperus communis* L. Травостой с общим проективным покрытием 50—70% образует осока *Carex brizoides* — 40—60%, с примесью от единично до 5% *Majanthemum bifolium*, *Pteridium aquilinum*, *Lysimachia vulgaris*, *Galium vernum*, *Potentilla erecta*, *Luzula pilosa*, *Melampyrum pratense*, *Dryopteris cristata*, *Molinia coerulea*, *Oxalis acetosella*, *Calamagrostis arundinacea* и др.

Дубрава лещиново-трясункоосоковая является наиболее распространенной и по занимаемой площади преобладает над остальными ассоциациями ацидофильных дубрав. Встречается она в Закарпатье, Прикарпатье, Росточье, Западном и Правобережном Полесье. Нередко отдельные участки этой ассоциации занимают десятки гектаров. Приурочена она к равнинным, слегка сниженным участкам, а в северной части Западного и Правобережного Полесья к пологим склонам. Почвы дерново-среднеподзолистые супесчаные, в Прикарпатье и Закарпатье поверхностно оглеенные, а на Полесье глеевые или оглеенные. Гумусно-элювиальный горизонт имеет pH=3.9—5.1. В общих чертах экологические условия подобны таковым предыдущей ассоциации. Они различаются лишь несколько лучшей дренированностью участков под дубравой лещиново-трясункоосоковой. Древостой одноярусный с сомкнутостью крон 0.7—1.0 из дуба *Quercus robur*, который на Полесье в 90—130 лет имеет среднюю высоту 25—28 м, средний диаметр 29—40 см и II бонитет, а на остальной части территории, как правило, среднюю высоту 27—32 м и I бонитет. Кроме дуба обыкновенного, единично встречаются *Carpinus betulus*, *Betula verrucosa*, *Populus tremula*, реже *Tilia cordata* и *Fraxinus excelsior*. На Полесье встречается еще и *Pinus silvestris* L., а в Прикарпатье — *Picea abies* и *Abies alba* Mill. Подлесок (0.2—0.6) образован лещиной *Corylus avellana* L. с незначительным участием *Frangula alnus*, *Padus racemosa*, *Thelycrania sanguinea*, *Sorbus aucuparia*, а в Прикарпатье встречаются еще *Lonicera xylosteum* L., *Salix cinerea* L. и *Euonymus europaea*. Травостой с проективным покрытием 30—70% образует осока *Carex brisoides* — 20—60% с примесью от 1 до 5% *Dryopteris spinulosa* O. Kuntze, *Stellaria holostea* L., *Oxalis acetosella*, *Athyrium filix-femina*, *Pteridium aquilinum*. Меньшее участие принимают *Potentilla erecta* Hampe, *Deschampsia caespitosa*, *Majanthemum bifolium*, *Lysimachia vulgaris*, *Festuca gigantea* (L.) Vill., *Calamagrostis arundinacea*, *Ajuga reptans*, *Trientalis europaea*, *Galium vernum*, *Carex pallescens* L., *Melampyrum pratense*, *M. nemorosum* и др. В моховом покрове встречаются *Pleurozium schreberi* и *Polytrichum commune*. В эколого-ценотическом отношении эта ассоциация и предыдущая наиболее близки к субассоциации Molinio-Quercetum pleurozietosum schreberi ассоциации Molinio-arundinaceae-Quercetum, описанной недавно на территории Чехословакии (Neuhäusl u. Neuhäuslová-Novotná, 1967). Для этой ассоциации, так же как и для описанных нами, характерно отсутствие атлантических видов. Общие виды — большинство характерных и дифференциальных видов: *Populus tremula*, *Frangula alnus*, *Lysimachia vulgaris* L., *Tilia cordata*, *Carpinus betulus*, *Pteridium aquilinum*, *Trientalis europaea*, *Galium vernum*, *Pleurozium schreberi*, но отсутствуют *Carex pilulifera* L. и *Hieracium laevigatum* Willd. Общими оказывается большинство сопутствующих видов и среди них ацидофильные *Veronica officinalis*, *Vaccinium myrtillus*, *Polytrichum commune*.

Дубрава лещиново-ожиковая встречается изредка в Прикарпатье на склонах, образованных древними террасами с дерново-подзолистыми почвами. Древостой одноярусный с сомкнутостью крон 0.6—0.8 из дуба *Quercus robur*, который в 120 лет имеет высоту 29—28 м, диаметр 37—40 см и II бонитет. Подлесок (0.4—0.7) образует лещина *Corylus avellana* с незначительным участием *Frangula alnus*. В травостое с общим проективным покрытием 30—45% преобладает ожика *Luzula luzuloides* (Lam.) Dandy et Wilm. (=*L. nemorosa* E. Mey.) — 20—25% с участием от 1 до 5% *Aposeris foetida* Less., *Poa nemoralis* L., *Galium schultesii*, *Carex digitata* L., *Luzula pilosa* и др. Возможно, что эта ассоциация является производной от букового-дубовых или пихтово-дубовых лесов, так как в ее флористическом составе имеются виды, характерные для тенистых лесов порядка Fagetalia silvaticae (Pawłowski и др., 1928). С другой стороны, она близка к ассоциации Luzulo-albidae-Quercetum (Passarge, 1953; Neuhäusl u. Neuhäuslová-Novotná, 1967), в травостое которой преобладает ацидофильный вид *Luzula luzuloides*.

Дубрава лещиново-кисличная распространена преимущественно на Росточье, в Западном и Правобережном Полесье. Отдельных больших массивов не образует, но встречается часто. Приурочена она к сниженным участкам (лучше дренированным, чем участки под ассоциацией дубравы лещиново-трясункоосоковой) с дерново-слабоподзолистыми почвами с pH=5.1—6.2. Древостой одноярусный с сомкнутостью крон 0.7—0.9, слагается дубом *Quercus robur*, который в 70—150 лет имеет среднюю высоту 21—29 м, средний диаметр 25—48 см и II бонитет, а иногда и I бонитет. Кроме дуба, единично встречаются *Populus tremula*, *Alnus glutinosa*, *Betula verrucosa*, *Pinus silvestris*, реже *Fraxinus excelsior* L. и *Acer pseudoplatanus* L. Подлесок (0.3—0.5) образует лещина *Corylus avellana* L. с незначительным участием *Frangula alnus*, *Sorbus aucuparia*, *Euonimus verrucosa*, *Padus racemosa*, *Thelycrania sanguinea* и др. Травостой с общим проективным покрытием 25—40% образует кислица *Oxalis acetosella* L. — 15—20% с примесью от 1 до 5% *Majanthemum bifolium*, *Athyrium filix-femina* Roth, *Stellaria holostea*, *Asperula odorata* L. Меньшее участие принимают *Aegopodium podagraria*, *Ajuga reptans*, *Melica nutans*, *Dryopteris cristata* A. Gray, *Lysimachia vulgaris*, *Veronica chamaedrys*, *Galium vernum*, *Hieracium murorum* L., *Hypericum perforatum* L., *Convallaria majalis*, *Calamagrostis arundinacea*, *Potentilla erecta*, *Pteridium aquilinum*, *Rubus saxatilis* и др.

По своим эколого-флористическим показателям эта дубрава занимает промежуточное положение между ацидофильными дубовыми лесами класса Quercetea robori-petraeae и мезотрофными базифильными листопадными лесами класса Querceto-Fagetea. Наряду с видами, характерными для ацидофильных дубовых лесов, — *Calamagrostis arundinacea* Roth, *Luzula pilosa* (L.) Willd., *Pteridium aquilinum*, *Galium vernum*, *Potentilla erecta* и др. — в этой ассоциации значительную роль играют мезотрофные виды, характерные для дубово-грабовых и дубово-буковых лесов, это прежде всего *Carpinus betulus*, *Stellaria holostea*, *Asperula odorata*, *Aegopodium podagraria*, *Daphne mezereum* и др. (Braun-Blanquet, 1932; Tüxen, 1937; Oberdorfer, 1957; Soó, 1964).

Таким образом, охарактеризованные нами ацидофильные дубовые леса отличаются от дубово-грабовых лесов своим флористическим составом, экологическими условиями и фитоценотической структурой. Вместе с тем они характеризуются наличием целого ряда светолюбивых видов, таких как *Potentilla alba*, *Campanula persicifolia* L., *Hypericum montanum* L., *Betonica officinalis* L., *Pulmonaria mollissima* Kern., *Geranium sangui-*

neum L., *Orobus niger* L., *Melittis melissophylum* L., *Peucedanum cervaria* Guss., *Viola mirabilis* L., *Laserpitium prutenicum* L., *Melica nutans*, *Antitoxicum officinale* Pobed. (=*Vincetoxicum officinale* Moench) и *Cephalanthera rubra* Rich., которые являются характерными для лесов порядка Quercetalia pubescenti-petraeae (Tüxen, 1931, 1937; Braun-Blanquet, 1932, 1952; Szafer, 1935; Klika, 1937, 1940, 1955, 1957; Knapp, 1948; Lebrun и др., 1949; Matuszkiewicz u. Matuszkiewicz, 1956b; Oberdorfer, 1957). В последние годы некоторые авторы стали рассматривать этот порядок в ранге класса (Jakucs, 1961; Šoó, 1964).

По мнению Ю. Д. Клеопова (1941), кверцетальный светолюбивый элемент связан своим происхождением с плиоценовыми субксерофильными дубравами восточной циркумэвксинской части Средиземноморья. Процесс становления дуба обыкновенного *Quercus robur* как вида из форм *Q. roburoides* происходил в конце третичного периода на сухих, сильно освещенных солнцем склонах Карпат и Северных Балкан, т. е. в районах наиболее континентальных для территории Средней Европы (Малеев, 1935). В то же время тенелюбивые неморальные виды дубово-грабовых лесов связаны своим происхождением с тургайской растительностью, занимавшей в плиоцене территорию севернее Средиземноморья (Лавренко, 1938; Клеопов, 1941; Криштофович, 1959). В тургайском трансконтинентальном поясе широколиственных лесов в миоцене был распространен *Carpinus grandis* Unger. В начале плиоцена ареал его распался на два звена: европейское и восточноазиатское. Европейское звено и дало граб обыкновенный, который возник в конце третичного—начале четвертичного периода в Карпатах, где и найден в ископаемом состоянии в плиоценовых отложениях В. Шафером (Szafer, 1938). Анатомо-морфологический анализ ископаемых орешков граба из отложений этого периода из Прикарпатья показал аналогичность их строения с современными орешками граба обыкновенного (Jentis-Szaferowa, 1958). Формирование сравниваемых ацидофильных дубовых лесов и дубово-грабовых лесов на территории Украины происходило в голоцене в различное время. Ацидофильные дубравы сформировались на 3—4 тыс. лет раньше, чем дубово-грабовые леса. Согласно данным спорово-пыльцевых анализов (Koczwara, 1928; Kulczyński, 1930; Зеров, 1933, 1934, 1938, 1952; Kozij, 1934; Mryc, 1934; Tymrakiewicz, 1935; Tołpa, 1935; Kostyniuk, 1938; Артюшенко, 1957; Зеров, Артюшенко, 1961; Пашкевич, 1963), в Закарпатье, Прикарпатье, Росточье, Западном и Правобережном Полесье в современном виде они сформировались уже к середине среднего голоцена, в то время как дубово-грабовые леса начали формироваться только в позднем голоцене. Сказанное позволяет считать ацидофильным вариантом дубовых лесов в смысле Е. В. Алексеева (1925) описанные нами дубовые леса, а не дубово-грабовые (грабовые дубравы или груды), как это принято считать в соответствии с работами П. С. Погребняка (1941 г, 1955, 1963), Д. В. Воробьева (1953), Д. Д. Лавриненко (1954), С. С. Пятницкого, П. П. Изюмского (1966) и других.

Дубово-грабовые леса или груды, в понимании Е. В. Алексеева (1925), распространены в основном в лесостепной части Правобережной Украины (Кожевнiков, 1931; Погребняк, 1931, 1955; Szafer, 1935; Гринь, 1936, 1950; Котов, 1940; Воробьев, 1953). Представлены они преимущественно ассоциациями дубово-грабово-волосистоосоковой (Querceto-Carpinetum caricosum [pilosae]) и дубово-грабово-снытевой (Querceto-Carpinetum aegopodiosum). Гумусный горизонт почв под ними имеет $pH=6.2—6.7$. Эти леса мы рассматриваем как нейтрофильный вариант тенистых, с двухъярусным древостоем широколиственных ценозов. Сформировались они в верхнем голоцене на месте светлых с одноярусным древостоем дубовых лесов. Именно на серых лесных почвах граб обыкновенный оказался наиболее конкурентноспособным и проник под полог дубового леса, создав двухъярусные тенистые древостои. Экспансия граба имела массовый характер. В значительной степени этому процессу способствовала и хозяйственная деятельность человека, что в конечном итоге привело к выпадению нейтрофильного варианта дубрав. Ацидофильным вариантом дубово-грабовых лесов (грудов) являются, на наш взгляд, дубово-грабово-кисличные леса Западного и Правобережного Полесья Украины, приуроченные к дерново-подзолистым кислым почвам (Алексеев, 1925; Погребняк, 1927; Воробйов, 1927; Matuszkiewicz, 1947). Требующий в восточной части своего ареала плодородных хорошо дренированных почв, граб обыкновенный на дерново-подзолистых глеевых почвах в условиях более континентального климата оказался менее конкурентноспособным и не везде проник под полог дубовых лесов. Поэтому ацидофильный вариант дубово-грабовых лесов на Украине, где на Левобережье проходит восточная граница их ареала, распространен очень мало, главным образом в южной части Западного и Правобережного Полесья. Встречаются эти леса преимущественно в средней и западной части ареала дубово-грабовых лесов на дерново-подзолистых почвах с pH=4.2—5.8. Из ацидофильных видов в них отмечены *Deschampsia flexuosa* Trin., *Vaccinium myrtillus* L., *Veronica officinalis* L., *Majanthemum bifolium*, *Pteridium aquilinum*, и другие (Tüxen, 1937; Etter, 1943; Mikyška, 1943, 1963; Knapp, 1948; Lebrun и др., 1949; Matuszkiewicz, 1952 г.; Passarge, 1953; Oberdorfer, 1957).

Базифильного варианта дубово-грабовых лесов естественного происхождения на территории Украины нет. Объясняется это неблагоприятными для роста граба обыкновенного *Carpinus betulus* L. почвенно-гидрологическими условиями черноземных и темно-серых лесных почв, на которых в климатических условиях Украины подрост граба обыкновенного растет плохо и уже в 15—30 лет суховершинит. Е. В. Алексеев (1925) отмечал: «Там, где черноземные почвы вклиниваются в лесостепь, там их обязательно сопровождают дубравы. Даже „местные черноземы“ — перегнойно-карбонатные почвы, встречаемые островами в Волынской области, покрыты настоящими дубравами, и обратно, занимая лесные суглинки, груды появляются повсюду, где выступают суглинистые почвы в черноземной полосе». Таким образом, в среднем голоцене дубовые леса (имеются в виду насаждения с одноярусными древостоями и хорошо выраженным подлеском) на территории Украины были представлены тремя звеньями: базифильным, нейтрофильным и ацидофильным.

Базифильные дубравы были распространены в южной и средней частях современной лесостепи и в северной части степи. В настоящее время они встречаются на Подолии, Донецком кряже, отрогах Средне-Русской возвышенности и в байрачной степи (Лавренко, 1926; Погребняк, 1931; Кожевников, 1931; Кожевников, 1939; Котов, 1940; Білик, 1948; Бельгард, 1950; Посохов, 1965). Преимущественно эти дубравы воробейниковые (Querceta lythospermosa [purpureo-coerulei]) и горноосоковые (Querceta caricosa [montanae]). Кислотность гумусного горизонта под этими лесами составляет 6.5—7.3, т. е. ниже, чем оптимальная кислотность для граба обыкновенного *Carpinus betulus*. Именно с этими лесами на Украине связано нахождение целого ряда видов светлых субсредиземноморских дубрав, таких как *Arum elongatum* Stev., *Cerastium nemorale* M. B., *Erysimum silvaticum* M. B., *Campanula macrostachya* Waldst. et. Kit. (=*C. multiflora* W. et. K.), *Laserpitium hispidum* M. B., *Laser trilobum* (L.) Borkh., *Seseli peucedanifolium* (Spreng.) Bess., *Melica uniflora* Retz., *Polygonatum latifolium* (Jacq.) Desv., *Coronilla elegans* Panč. (=*C. latifolia* Jav.), *Staphylea pinnata* L., *Cornus mas* L., *Viburnum lantana* L. и др.

Нейтрофильные дубравы были распространены преимущественно на территории современной лесостепной зоны и в южной части современного Полесья Украины. В основном это были дубрава лещиново-волосистоосоковая (Quercetum coryloso-caricosum [pilosae]), дубрава лещиново-звездчатая (Quercetum coryloso-stellariosum) и дубрава лещиново-снытевая (Quercetum coryloso-aegopodisum). Они занимали серые лесные нейтральные почвы. С увеличением в начале верхнего голоцена влажности климата эти почвы начали выщелачиваться, кислотность их понизилась до pH=5.5—5.0. На таких почвах граб обыкновенный проник под полог дубовых лесов в первую очередь, образовав дубово-грабовые леса. Нейтрофильных дубовых лесов к настоящему времени в плакорных условиях, за исключением отдельных фрагментов, на территории правобережной Украины не сохранилось. Они встречаются преимущественно на левобережной части Украины и дальше на восток. Свидетельством возникновения дубово-грабовых лесов на месте светлых дубрав является нахождение в них светолюбивых видов, таких как *Campanula persicifolia* L., *Sorbus torminalis* (L.) Crantz, *Melica nutans* L., *Orobus niger* L., *Pyrethrum corymbosum* (L.) Willd., *Melittis melissophyllum* L., *Pulmonaria mollissima* Kern. и др. На связь этих лесов с субсредиземноморскими дубравами указывает нахождение в них *Euphorbia amygdaloides* L., *Carex brevicollis* DC., *Asparagus tenuifolius* Lam., *Cornus mas, Sorbus torminalis* и других субсредиземноморских видов.

Ацидофильные дубравы начали формироваться несколько позже базифильных. Развитие их связано с дальнейшим увлажнением климата в среднем голоцене. Распространились они прежде всего в районах с избыточным увлажнением (коэффициент увлажнения больше 1.1) и легкими по механическому составу, но достаточно богатыми почвами. Такими районами на территории Украины являются западнополесские и прикарпатские. В верхнем голоцене граб обыкновенный проник в эти леса на участки главным образом со слабокислыми дерново-поздолистыми почвами. Значительная же часть ацидофильных лесов, которые, естественно, не были вырублены, сохранилась и до настоящего времени. Это преимущественно сильно ацидофильные и умеренно ацидофильные ценозы по шкале И. Браун-Бланке (1964). Менее интенсивное проникновение граба обыкновенного под полог ацидофильных дубрав по сравнению с нейтрофильными объясняется наличием подзолистого и глеевого почвенных горизонтов у первых. В более континентальных по сравнению с Западной Европой климатических условиях Украины граб обыкновенный на дерново-подзолистых глеевых или оглеенных почвах характеризуется сниженной конкурентной способностью и значительно уступает дубу обыкновенному. Поэтому на таких почвах густой подлесок ацидофильных дубрав из лещины обыкновенной служит значительным препятствием для проникновения граба обыкновенного.

Дубово-грабовые леса, как отмечалось выше, сформировались в верхнем голоцене на месте нейтрофильных и частично ацидофильных дубовых лесов. Одним из свидетельств возникновения тенистых дубово-грабовых ценозов с двухъярусным древостоем без яруса подлеска на месте светлых дубовых ценозов с хорошо сформированным ярусом подлеска является падение процентного содержания пыльцы лещины обыкновенной в верхнем голоцене. У нейтрофильных и ацидофильных дубовых лесов на территории Украины в подавляющем большинстве случаев конфектором (строителем яруса подлеска) в среднем голоцене была лещина обыкновенная. В этот период, по данным спорово-пыльцевых диаграмм, приведенных в работах С. Кульчинского (Kulczyński, 1930), Н. Кочвары (Koczwara, 1928), В. Тимраковича (Tymrakiewicz, 1931, 1935), С. Толпы (Tołpa, 1933, 1935), Д. К. Зерова (1933, 1934, 1938), О. Мриц (Mrус, 1934), Н. Костынюка (Kostyniuk, 1938), А. Т. Артюшенко (1957), Г. А. Пашкевич (1963), средний максимальный процент пыльцы лещины обыкновенной составлял 9.5% (среднее из 42 диаграмм). В верхнем голоцене средний максимальный процент ее пыльцы был равен 6.7% (среднее из 93 диаграмм). Еще более наглядную картину дает процентное содержание пыльцы лещины в момент максимума пыльцы граба. В этом случае процентное содержание ее падает до 2.5%. Особенно высокое содержание (максимум) пыльцы лещины обыкновенной приходится на конец среднего и начало верхнего голоцена; на территории Подолии оно равно 17—19%, в Прикарпатье — 33—38%. С распространением граба обыкновенного, во время максимума содержания его пыльцы, пыльца лещины обыкновенной на отдельных диаграммах исчезает совсем. Однако полностью граб обыкновенный не вытеснил лещину обыкновенную из дубовых лесов при образовании дубово-грабовых, отдельные экземпляры ее все же сохранились. Точно так же граб обыкновенный в климатических условиях Украины не смог полностью вытеснить дуб обыкновенный и создать грабовые леса. Имеющиеся же в настоящее время на Украине грабовые леса (около 200 тыс. га) имеют антропогенное происхождение.

ЛИТЕРАТУРА

Алексеев Е. В. (1925). Типы украинского леса. Правобережье. — Артюшенко О. Т. (1957). Історія розвитку рослинності Західноукраїнського Полісся в пізньольодовиковий та післяльодовиковий час на основі спорово-пилкових досліджень. Український бот. ж., 14, 1. — Бельгард А. Л. (1950). Лесная растительность юго-востока УССР. — Білик Г. І. (1948). Рослинність Дністро-Бузького байрачного степу. Бот. ж. АН УРСР, 5, 2. — Воробйов Д. В. (1927). Типи лісу та лісові асоціації Українського Правобережного Полісся. Тр. з лісової досв. справи на Україні, 7. — Воробйов Д. В. (1928). Типи лісу та лісові асоціації Українського Лівобережного Полісся. Тр. з лісов. досвід. справи на Україні, 10. — Воробьев Д. В. (1953). Типы лесов европейской части СССР. — Воробьев Д. В. (1967). Методика лесотипологических исследований. — Воробйов Д. В. і П. С. Погребняк. (1929). Лісовий типологічний визначник Українського Полісся. Тр. з лісов. досвід. справи на Україні, 11. — Высоцкий Г. Н. (1913). О дубравах в Европейской России и их областях, Лесной ж., 43, 1—2. — Герушинский З. Ю. (1957). Классификация лесорастительных условий Покутско-Мармарошских Карпат. Зап. Харьковск с.-х. инст., 16 (53). — Гринь Ф. О. (1936). Лісова рослинність Немирівського району. Журн. Інст. ботаніки АН УРСР, 8 (16). — Гринь Ф. О. (1950). Нарис лісової рослинності Тернопільської області. Ботанічний ж. АН УРСР, 7, 1. — Гринь Ф. О. (1954). Дубові ліси. В кн.: Рослинність Закарпатської області УРСР. — Жуков А. Б. (1949). Дубравы УССР и способы их восстановления. В кн.: Дубравы СССР, 1. — Зеров Д. К. (1933). Стратиграфія торфовищ України як одно з джерел до четвертинної історії її рослинності та клімату. Четвертинный період, 5. — Зеров Д. К (1934). Час та умови розвитку сфагнових боліт північно-західної України. Журн. Інст. ботан. ВУАН, 2 (10). — Зеров Д. К. (1938). Болота УРСР. Рослинність і стратиграфія. — Зеров Д. К. (1950). Основные черты послеледниковой истории растительности Украинской ССР. Тр. конф. по спорово-пыльцев. анализу 1948 г. — Зеров Д. К. (1952). Нарис розвитку рослинності на территорії Української РСР у четвертинному періоді на основі палеоботанічних досліджень. Бот. ж. АН УРСР, 9, 4. — Зеров Д. К., З. Т. Артюшенко. (1961). История растительности Украины со времени максимального оледенения по данным спорово-пыльцевого анализа. Четвертичный период, 13, 14 и 15. — Клеопов Ю. Д. (1941). Основные черты развития флоры широколиственных лесов европейской части СССР. В кн.: Материалы по истории флоры и растительности СССР, I. — Кожевніков П. П. (1931). Типи лісу та лісові асоціації Поділля. Всесоюзн. н.-д. інст. лісового господ. та агролісомел., 10. — Кожевников П. П. (1939). Дубовые леса лесостепи европейской части СССР. Тр. Всесоюзн. н.-и. инст. лесн хоз., 1. — Котов М. І. (1940). Геоботанічний нарис південної частини Вінницкої області. Бот. ж. АН УРСР, 1, 2. — Криштофович А. Н. (1959). Эволюция растительного покрова в геологическом прошлом и ее основные факторы. Избранные тр., I. — Лавренко Е. М. (1926). Леса Донецкого кряжа. Почвоведение, 3—4. — Лавренко Е. М. (1938). История флоры и растительности СССР по данным современного распространения растений. В кн.: Растительность СССР, 1. — Лавриненко Д. Д. (1954). Типы лесов Украинской ССР. — Малеев В. П. (1935). Обзор дубов Кавказа в их систематическом и географическом отношениях и в связи с эволюцией группы *Robur*. Бот. ж., 20, 2—3. — Морозов Г. Ф. (1931). Учение о типах насаждений. — Остапенко Б. Ф. (1961). Классификация типов леса Северной Буковины. Тр. Харьковск. с.-х. инст. 30 (82). — Пашкевич Г. О. (1963). Історія рослинності Житомирського Полісся в голоцені за данними спорово-пилкових досліджень. Український бот. ж., 20, 6. — Погребняк П. С. (1927). Лісорослинні умови Правобережного Полісся. Тр. з лісов. досвід. справи на Україні, 7. — Погребняк П. С. (1928). Лісорослинні умови Лівобережного Полісся України. Тр. з лісов. досвід. справи на Україні, 10. — Погребняк П. С. (1931). Лісорослинни умови Поділля. Всесоюз. н.-дос. інст. лісов. господ. та агролісомел., 10. — Погребняк П. С. (1941). Типология и экология леса. В кн.: Основы лесной типологии. — Погребняк П. С. (1955). Основы лесной типологии. — Погребняк П. С. (1963). Общее лесоводство. — Посохов П. П. (1965). Особливості складу дібров Одеської області. Український бот. ж., 22, 3. — Пятницкий С. С., П. П. Изюмский. (1966). Леса Украинской ССР. В кн.: Леса СССР, 3. — Сукачев В. Н. (1934). Дендрология с основами лесной геоботаники. — Хитрово А. (1907). Казанские нагорные дубравы. Лесн. ж. 5. — Юркевич И. Д. (1960). Дубравы БССР. — Юркевич И. Д., В. С. Гельтман. (1965). География, типология и районирование лесной растительности Белоруссии. — Adriani M. J. (1937). Synökologische Beiträge zur Frage der Bedeutung von *Fagus silvatica* in einigen niederländischen Waldassoziationen. Mitteil. der Flor.-soz. Arb. in Nieder., 3. — Boudru M. (1949). Le progrés scientifique et la sylviculture. Bull. de la Soc. Cen. Fores. de Bel., 56, 1. — Braun-Blanquet J. (1932). Zur Kenntnis nordschweizerischer Waldgesellschaften. Beihef. zum Bot. Centralbl., 49. —

Braun-Blanquet J. (1952). Les Groupements végétaux de la France Méditerranéenne. — Braun-Blanquet J. (1964). Pflanzensoziologie. — Braun-Blanquet J. u. R. Tüxen. (1943). Übersicht der höheren Vegetationseinheiten Mitteleuropas. Communication, 84. — Etter H. (1943). Pflanzensoziologische und bodenkundliche Studien an schweizerischen Laubwäldern. Mitteil. Schweiz. Anstalt. forstliche Versuch., 23, 1. — Fiedler J. (1956). Lesy a jejich květena v oblasti mezi Labem, Orlici a Dědinou. Časopis Národ. Musea. Od. Přírod., 125. — Fukarek F. (1961). Die Vegetatios des Darß und ihre Geschichte. Pflanzensoziologie, 12. — Galoux A. (1949). Principaux groupements Forestièrs de Belgique de Leurs types de sol. Bull. de la Soc. Cent. Forest. de Bel., 56, 7. — Jakucs P. (1961). Die phytozönologischen Verhältnisse der Flaumeichen-Buschwälder Südostmitteleuropas. — Jentis-Szaferowa J. (1958). Znaczenie materiałów czwartorzędowych dla badań nad ewolucją historyczną roślin. Kosmos, 1. — Klika J. (1937). Xerotherme und Waldgesellschaften der Westkarpathen (Brezover Berge). Beih. zum Bot. Centralbl., 57. — Klika J. (1940). Zur Kenntnis der Waldgesellschaften im Böhmischen Mittelgebirge. Beih. zum Bot. Centralbl., 60. — Klika J. (1955). Nauka o Rostlinných společenstvech. — Klika J. (1957). Poznámky k fytocenologii a typologii našich xerothermních doubrav (sv. Quercion pubescentis). Sborník Českosl. Ac. zem. věd Lesnic., 3 (30). — Knapp R. (1948). Die Pflanzengesellschaften Mitteleuropas, 2. — Koczwara M. (1928). Z. badań pyłkowych nad torfowiskami Podola. Kosmos, 53, 1. — Kostyniuk M. (1938). Analiza pyłkowa dwóch torfowisk w okolicy Rudek i Sambora. Kosmos, 63, 3. — Kozij G. (1934). Stratygrafja i typy florystyczne torfowisk Karpat Pokuckich. Pam. Pań. Inst. Nauk. Gospod. Wiejs. w. Puł., 15, 1. — Kulczyński S. (1930). Stratygrafja torfowisk Polesia. Prace Biura Meljor. Pol., 1, 2. — Lebrun J., A. Noirfalise, P. Heinemann et C. Vanden Berghen. (1949). Les associations végétales de Belgique. Bull. de la Soc. Royale de Bot. de Bel., 82, 1. — Lohmeyer W. (1952). Naturlandschaftskarte des Gebietes beiderseits der Mittelweser zwischen Dümmer, Steinhuder Meer und Bremen. Mittteil. der Flor.-soz. Arb. N. F., 3. — Malcuit G. (1929). Les associations Végétales de la vallée de la Lanterne. Archiv. de Bot., 2. — Matuszkiewicz W. (1947). Zespoły leśne południowego Polesia. Annal. Univ. Mariae Cur.-Skłod., 2, 5. — Matuszkiewicz W. i A. Matuszkiewicz. (1956a). Materiały do fitosocjologisczne j systematyki ciepłolubnych dabrów w Polsce. Acta Soc. Bot. Pol., 25, 1. — Matuszkiewicz W. u. A. Matuszkiewicz. (1956б). Pflanzensoziologische Untersuchungen im Forstrevier «Ruda» bei Puławy. Acta Soc. Bot. Pol., 25, 2. — Mikyška R. (1943). Lesy na Plzeňsku. Věs. Král. Čes. Společ. Nauk, Třida Mat.-přírod. — Mikyška R. (1963). Lesy v Zálabi Východočeské nižiny. Fytocenoticka studie. Roz. Čes. akad. věd., 73, 15. — Moor M. (1938). Zur Systematik der Fagetalia. Berich. der Schweiz. Botan. Gesellsch., 48. — Moor И. (1960). Zur Systematik der Querceto-Fagetea. Mitteil. der Flor.-soz. Arb. N. F., 8. — Mryc O. (1934). Das Hochmoor von Strutyn Wyżny bei Dolina. Bull. Intern. de l'Acad. Pol. des Scien. et des Lett., B, I, 1. — Neuhäusl R. a. Z. Neuhäuslová-Novotná. (1966). Geobotanická charakteristika lesa «Vidrholec» u. Prahy. Preslia, 38. — Neuhäusl R. u. Z. Neuhäuslová-Novotná. (1967). Syntaxonomische Revision der azidophilen Eichen- und Eichenmischwälder im westlichen Teile der Tschechoslowakei. Folia geobot. et phytotax., 2, 1. — Oberdorfer E. (1949). Pflanzensoziologische Exkursionsflora für Südwestdeutschland und die angrenzenden Gebiete. — Oberdorfer E. (1957). Süddeutsche Pflanzengesellschaften. Pflanzensoziologie, 10. — Passarge E. (1953). Waldgesellschaften des mitteldeutschen Trockengebietes. Archiv für Forst., 2, 2—3. — Pawłowski B., M. Sokołowski u. K. Wallisch. (1928). Die Pflanzenassoziationen des Tatragebirges. Bull. Intern. de l'Acad. Polon., des Scien. et des Letter., B, 7. — Šoó R. (1964). A magyar flóra és vegetácio rendszertani-növényföldrajzi kézikönyve, 1. — Szafer W. (1935). Las i step na zachodniem Podolu. Polska Acad. Umiejt., 71, 2. — Szafer W. (1938). Eine pliozäne Flora in Krościenko am Dunajec. Acad. Pol. des Scien. et des Lett., Classe des Mathém. et Natur., I. — Tołpa S. (1933). Torfowska okolicy Sarn. Prace Biura Meljor. Poles., 2, 2. — Tołpa S. (1935). Zatorfowienia jeziorne na południowej krawędzi Polesia. Acta Soc. Bot. Pol., 12, 1. — Tüxen R. (1930). Über einige nordwestdeutsche Waldassoziationen von regionales Verbreitung. Mitteil. der Flor.-soz. Arb. in Nieder. — Tüxen R. (1931). Die Pflanzendecke zwischen Hildesheimer Wald und Ith in ihren Beziehungen zu Klima, Boden und Mensch. In: Barner W. Unsere Heimat: das Land zwischen Hildescheimer Wald und Ith. — Tüxen R. (1937). Die Pflanzengesellschaften Nordwestdeutschland. Mitteil. der Flor.-soz. Arb. in Nieder., 3. — Tüxen R. (1955). Das System der nordwestdeutschen Pflanzengesellschaften. Mitteil. der Flor.-soz. Arb. N. F. — Tymrakiewicz W. (1931). Stratigraphie des Niederungsmoores von Dublany und einiger Torfmoore aus Süd-Wolhynien. Bull. de l'Acad. Pol. des Scien. et des Letter., I. — Tymrakiewicz W. (1935). Stratygrafja torfowisk krasowych południ. Polesia i półn. Wołynia. Kosmos, 60, 3. — Vanden Berghen C. (1956). Étude sur la forêts situées au nord de Virton (Belgique méridionale). Bull. de la Soc. Royale de Bot. de Belg., 89. — Vlieger J. (1937). Über einige Waldassoziationen der Veluwe. Mitteill. der Flor.-soz. Arb. in Nieder., 3.

Институт ботаники
Академии наук Украинской ССР,
Киев.

(Получено 30 IX 1968).

SUMMARY

In Ukraine acidophilic oak forests are spread in Zakarpatye, Prikarpatye, Rostochye, West and Right-bank Polesye. They correspond to turf-mediumpodzol soils of pH=3.6—6.9. Oak forests on such soils are spread mostly in atlantic and subatlantic regions of Western and Middle Europe. The acidophilic oak-groves of Ukraine have formed in middle holocene. During those times oak forests were presented by three links: basophilic, neutrophilic and acidophilic. The neutrophilic link, corresponding to gray forest loams has been wholy displaced by oak-hornbeam forests in upper holocene. Acidophilic and basophilic oak-groves have survived untill nowadays. The oak-hornbeam forests in the Ukraine are represented by two links: neutrophilic and acidophilic, the first one being more widespread.

УДК 634.948 : 582.475 (571.56 : 72°34′ с. ш.)

В. В. Крючков

САМЫЕ СЕВЕРНЫЕ НА ЗЕМНОМ ШАРЕ ЛЕСНЫЕ МАССИВЫ НА Р. ЛУКУНСКОЙ В БАССЕЙНЕ Р. ХАТАНГИ[1]

С 4 рисунками

V. V. KRYUCHKOV. WORLD'S MOST NORTHERN FOREST TRACTS ON THE RIVER LUKUNSKAYA, IN THE BASIN OF RIVER KHATANGA

Известно, что в бассейне р. Хатанги леса заходят на север дальше, чем где бы то ни было в других районах земного шара. В окрестностях пос. Хатанга (72° с. ш.) и несколько севернее его распространены обычные, образованные лиственницей даурской, северные редколесья, которые в других районах Сибири встречаются на широтах 64—66° и даже на 60° с. ш. (бассейн Анадыря). Считалось, что лесной островок Ары-Мас, расположенный в бассейне р. Новой (левый приток р. Хатанги), самый северный на земном шаре. Однако в результате работ автора выяснилось, что по правому берегу р. Хатанги лиственничные редколесья идут еще дальше на север. Северные границы Ары-Маса расположены на 72°27—28′ с. ш. А редколесья по правому берегу Хатанги доходят до р. Лукунской, до 72°34′ с. ш., лиственничные куртины по этому же берегу Хатанги простираются километров на 15 еще дальше к северу. Предлагается заповедать этот участок.

А. Ф. Миддендорф в своей известной работе (1867 : 547—549) сетовал, что никто не знает, где проходит северная граница лесов и каков в этих местах характер древостоев. Сам Миддендорф, путешествуя в 40-х годах прошлого столетия по северу Сибири, с большой для того времени точностью отметил северную границу лесов. Он же первым указал, что «. . . на всей земле нет другого места, где бы лесная растительность могла доходить до $72^1/_2$° северной, не говоря уже южной, широты, как мы это видим на реке Хатанге. . .» (1867 : 560).

В 1928 г. северную границу лесов между Енисеем и Хатангой обследовал А. И. Толмачев (1931). Он писал, что на севере от с. Хатангского лес распространяется примерно до 71°12′ с. ш. Толмачев отмечал вместе с тем, что не имел возможности установить точно пределы лесов в этом районе (1931 : 21—22). В долине р. Новой под широтой 72°40′ он видел три угнетенных экземпляра лиственницы *Larix dahurica* Turcz. — полустланик и стланики. Несколько южнее этого места А. И. Толмачев видел островок леса в долине р. Новой. Ознакомиться с ним он не имел возможности. Толмачев считал, что этот лесной островок «вероятно, окажется самым северным в мире леском» (1931 : 22). Местное его название — Ары-Мас, т. е. маленький лес (или лесной остров), в отличие от Улахан-Мас — большой лес (под Хатангой и южнее ее). В конце августа и начале сентября 1934 г. Ары-Мас был исследован Л. Н. Тюлиной (1937). Имея в виду этот лесной островок, Ары-Мас, Тюлина писала: «О нем упоминает А. И. Толмачев, называя его самым северным на земном шаре» (1937 : 110).

---

[1] Считаю своим приятным долгом выразить искреннюю признательность пилотам полярной авиации В. Я. Юдину, Е. В. Владимирову, командиру экипажа вертолета МИ-8 В. С. Буклею, зам. начальника геодезической экспедиции В. П. Иванову, без помощи и содействия которых невозможен был сбор материала для этой работы: облет северной границы лесов и лесных островков в данном районе, посадки в неудобных, но нужных для исследования местах и т. д.

Слова «вероятно окажется», которые придавали фразе А. И. Толмачева характер предположения, Тюлина опустила, в результате чего смысл всего предложения изменен. Многочисленные оговорки и замечания Толмачева о том, что он не имел возможности для детального обследования полярных пределов леса, а отмеченный лесной островок видел только издали — тоже не были ею учтены. Так Ары-Мас стали считать самым северным на земном шаре лесным островком. Поэтому Б. А. Тихомиров одну из глав своей работы так и назвал: «Самый северный на земном шаре лесной остров Ары-Мас» (1962 : 63). Научная общественность (Белоусова, Денисова, 1967) и местное население придерживаются этого же мнения. Ссылаясь на карту А. А. Романова, Л. Н. Тюлина писала, что Ары-Мас находится на 72°37′ с. ш. (1937 : 109).

Однако в результате изучения крупномасштабных карт, аэрофотоснимков, а также после исследований на местности, которые проведены нами в июле и августе 1970 г., было установлено, что, во-первых, координаты Ары-Маса определены Л. Н. Тюлиной неправильно, что вполне объяснимо, учитывая уровень крупномасштабных карт почти сорокалетней давности при отсутствии топографических съемок и, конечно, аэрофотосъемок. Этот лесной островок находится минут на 10 южнее, т. е. на широте 72°27—28′. А, во-вторых, самые северные массивы лиственничных лесов находятся не на р. Новой, а на р. Лукунской (правый приток Хатанги — рис. 1). Сплошные массивы редкостойных лесов доходят здесь до 72°34′ с. ш. На противоположном, северном берегу р. Лукунской встречаются только отдельные лиственничные куртины. Дальше на север простирается безлесная тундра, среди которой не встречаются даже стланиковые формы лиственницы даурской. Но непосредственно по правому берегу р. Хатанги севернее устья р. Лукунской и севернее 72°34′ с. ш. встречаются куртины лиственницы даурской. Они приурочены обычно к расчлененным хорошо дренируемым участкам коренного берега. Самый северный участок с лиственничными куртинами был отмечен нами на 72°40′ с. ш. (рис. 1, 2). Он находится примерно в 16 км на северо-северо-запад от самого северного на Земле лесного массива на р. Лукунской. Отдельные кусты *Alnaster fruticosus* Ledeb. идут еще севернее лиственничных куртин, немного не доходя до пос. Ново-Рыбного. Самый северный куст, точнее куртина *Alnaster fruticosus*, в этом районе был встречен нами на правом берегу р. Хатанги на 72°48′ с. ш. Диаметр куртины около 6—7 м, высота кустов 0.5—1.2 м. Т. Г. Полозова отмечала, что «по долине р. Оленек *Alnaster fruticosus* почти достигает 73° с. ш. под защитой кряжа Чекановского» (1961 : 294).

Если не было ошибки в определении координат, то самые северные стланиковые формы лиственницы даурской, как отмечает В. Д. Александрова, находятся в долине р. Попигай на 72°50′ с. ш. (1937 : 197, 205). Отдельные деревья лиственницы достигают в долине р. Попигай 72°30′ с. ш., а лиственничное редколесье оканчивается в этой долине на 72°10′ с. ш. (Александрова, 1937 : 197, 205).

Если идти от левого берега Хатанги (с той же широты, на которой расположен поселок) на северо-запад в сторону Ары-Маса (рис. 1), то мы обнаружим, что деревья становятся все ниже, а расстояния между ними больше, и в 35 км от Хатанги высота деревьев равняется 4—6 м (против 7—9 м в окрестностях поселка), диаметр на высоте 1.5 м уменьшается до 10—15 см (т. е. на 5—10 см меньше), сомкнутость крон не превышает 0.1—0.2. Но это еще прямоствольные деревья. Почва здесь оттаивает на 45—65 см. Микрорельеф трещиновато-бугорковатый. Глубина молодых морозобойных трещин соответствует глубине оттаивания, т. е. 45—65 см, ширина их до 10—30 см. Со временем трещины заплывают, образуя систему четких как бы сетеобразных понижений. Бугорки возвышаются на 10—30 см, диаметр их 0.8—1.5 м, покрыты растительностью.

Далее к северу разреженность древостоя возрастает, уменьшается высота деревьев и начинают появляться куртинные формы лиственницы (рис. 2, 3). В куртинах насчитывается от 3—4 до 20—30 деревьев разной высоты (1—4 м) и толщины (3—10—15 см). Обычно это деревья вегетативного возобновления. Поверхность также разбита морозобойными трещинами, но вместо задернованных бугорков здесь начинают встречаться пятна оголенного грунта — трещиновато-пятнистые тундры. Поверхность, занятая пятнистыми тундрами, на участках с господством куртинных форм лиственницы не превышает обычно 1—2%. Здесь же встречаются и стланиковые формы лиственницы даурской. Еще дальше к северу лиственничные куртины становятся реже, высота лиственниц в них все ниже (2.0—0.5 м), количество лиственниц в куртинах все меньше (3—4 и, как правило, не более 10). Площадь, занятая пятнистыми тундрами, возрастает здесь до 10—20%.

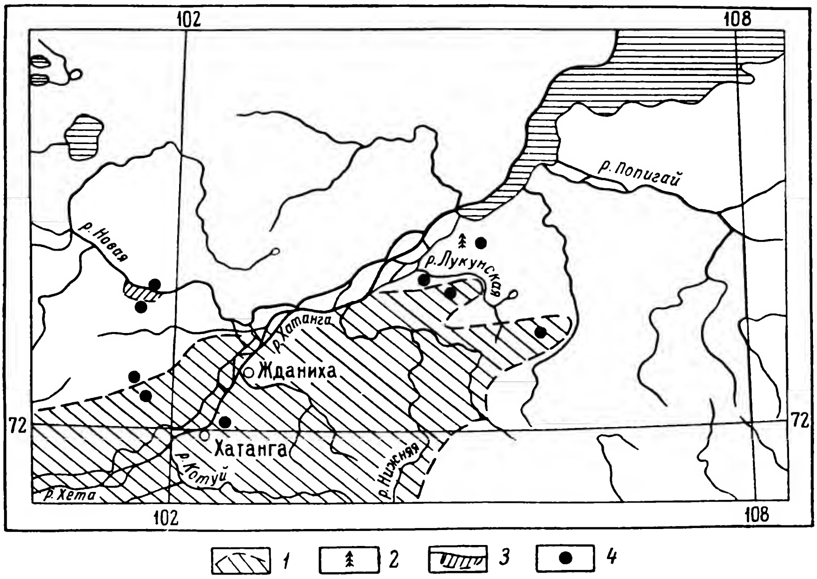


Рис. 1. Самые северные на Земле лесные массивы и островки лесов в бассейне р. Хатанги.

1 — северная граница лесов; *2* — самые северные лиственничные куртины; *3* — Ары-Мас; *4* — точки, где были произведены физико-географические описания.

При движении от Хатанги в сторону Ары-Маса местность повышается и на высотах 60—80 м над ур. м. лиственничные куртины и стланики исчезают. Наибольшие высоты между реками Хатанга и Новая по этому маршруту достигают 150-метровых отметок. На склонах, обращенных в сторону р. Новой, на высоте 60—80 м снова появляются сначала стланиковые формы лиственницы даурской, потом лиственничные куртины, которые затем сменяются редкостойным лиственничным лесом, название которому, как уже отмечалось, — Ары-Мас. Но улучшение условий среды и соответствующая смена форм роста лиственницы (от стланика до вертикально растущего дерева) идет здесь не с севера на юг, как обычно, а наоборот — с юга на север (рис. 2).

В отличие от Ары-Маса, описание которого сделано Л. Н. Тюлиной (1937), бассейн р. Лукунской с самыми северными на Земле лесными массивами никем еще не был обследован. Поэтому мы сделаем краткое описание этих мест. Просмотр аэрофотоснимков, аэровизуальное и наземное обследования показали, что эта территория представляет собой сочетание двух доминантных и двух субдоминантных урочищ. Первое фоновое урочище — доминанта — это холмы и выпуклые междуречья, сложенные слоистым песчано-суглинистым валунным материалом под лиственничными редколесьями на мерзлотно-таежных слабооглеенных почвах. Абсолютная высота холмов 25—40 м, относительная — 15—20. Второе фоновое урочище—доминанта — межхолмовые понижения, сложенные супесчаным

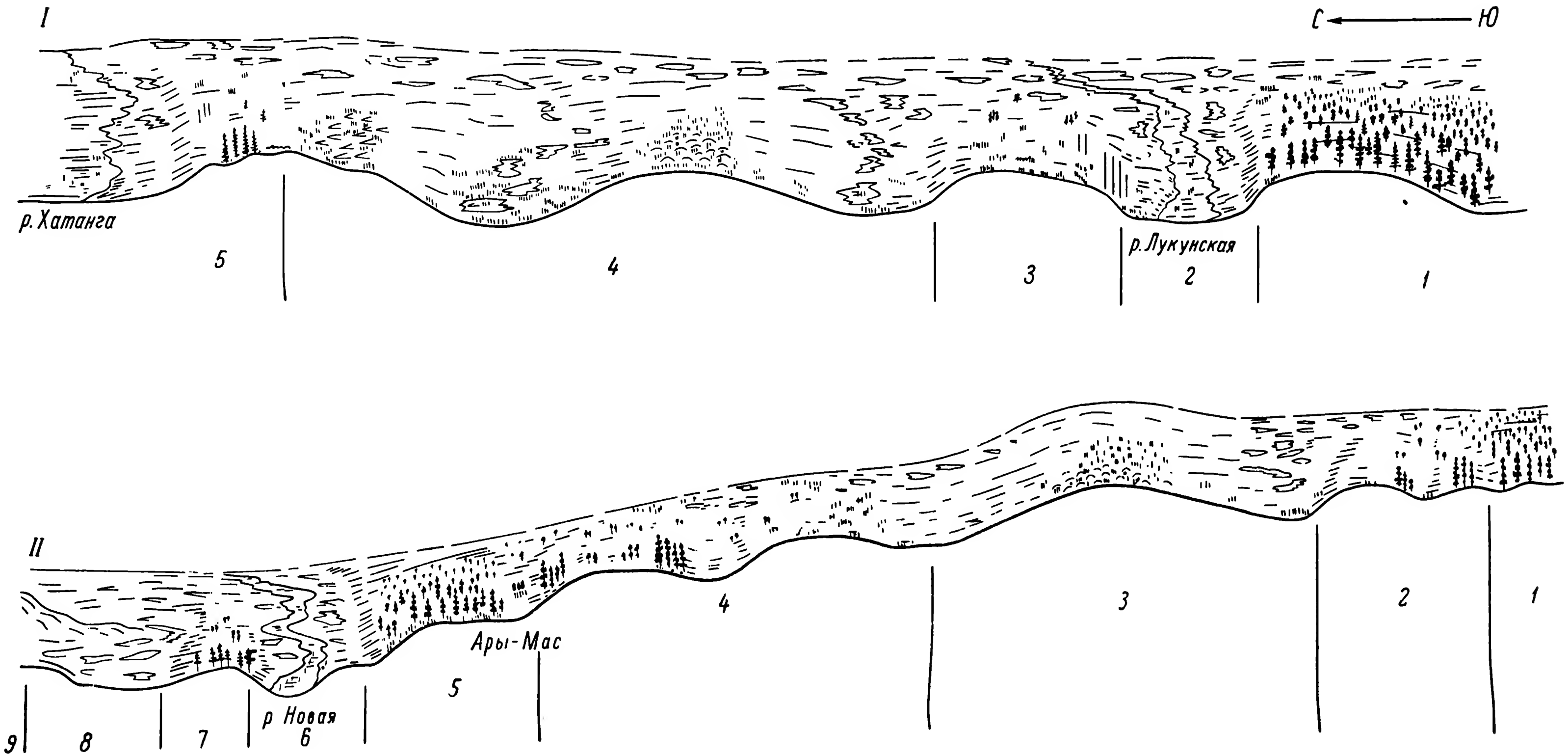


Рис. 2. Схема распределения древесной растительности и формы ее роста у северных границ леса, Хатангский район.

I. Профиль от р. Лукунской на север к р. Хатанге (см. рис. 1). *1* — самый северный на Земле лесной массив на левом берегу р. Лукунской (72°34′ с. ш.); *2* — долина р. Лукунской; *3* — группа лиственничных куртин и стланиковые лиственницы на правом берегу р. Лукунской; *4* — безлесные участки тундр — мохово-лишайниковые, болотистые, пятнистые и т. п.; *5* — самые северные на Земле куртины лиственниц на правом берегу р. Хатанги (72°40′ с. ш.). *II.* Профиль по меридиану Ары-Маса (см. рис. 1). *1* — лиственничное редколесье на левом берегу р. Хатанги; *2* — переходная полоса от редколесья к тундре с господством куртинных и стланиковых форм лиственницы; *3* — безлесные участки тундр — мохово-лишайниковые, пятнистые и т. п.; *4* — переходная полоса от тундры к редколесью с господством стланиковых и куртинных форм лиственницы; *5* — редколесье на правом берегу р. Новой (72°28′ с. ш.); *6* — прирусловая часть р. Новой; *7* — лиственничные куртины на дренируемых участках левого берега р. Новой; *8* — заболоченные участки поймы и террасы; *9* — коренной левый берег р. Новой.

и суглинистым материалом под ерниково-болотными сообществами на торфяно-болотных, торфяно- и торфянисто-глеевых почвах. Субдоминантные урочища — это озерные котловины, а также вытянутые понижения, занятые временными или постоянными водотоками.

Нижние границы леса на холмах часто совпадают с отложениями плавника, т. е. лес занимает верхние наиболее дренированные, сухие, и стало быть теплые участки холма. Каждое урочище — закономерное сочетание ландшафтных фаций (биогеоценозов). Урочище холма состоит из следующих фаций: 1) верхняя, центральная часть холма с мерзлотно-таежными почвами под мохово-кустарниковым лиственничным редколесьем. Почва разбита трещинами, микрорельеф трещиновато-бугорковатый, оттаивание 45—55 (65) см. Древостой — исключительно из лиственницы даурской, высота деревьев 4—6 м, диаметр 8—15 см, расстояние между деревьями 8—15—18 м, высота прикрепления крон 1.5—1.8 м, подрост редкий (20—30 м одна особь от другой). Из кустарников — *Betula exilis* Sukacz. (sol.), высота 0.3—0.5 м; *Salix glauca* L. (sol.), высота 0.3—0.5 м. Из кустарничков и трав характерны *Ledum palustre* L., *Cassiope tetragona* (L.) D. Don, *Vaccinium vitis-idaea* L., *V. uliginosum* L., *Carex hyperborea* Drej., *Eriophorum vaginatum* L., *Arctagrostis latifolia* (R. Br.) Griseb., *Pyrola grandiflora* Rad. На почве — зеленые мхи и пятнами лишайники: *Cetraria cucullata* (Bell.) Ach., *Alectoria ochroleuca* (Hoffm.) Mass. Порубки в местах, отдаленных от реки, редки; чем ближе к реке, тем больше порубок. На холмах, примыкающих к реке, в результате вырубок деревья часто удалены на 20—30 м одно от другого. У молодых одиноко стоящих деревьев разрастаются нижние ветви, они укореняются, давая начало новым стволикам.

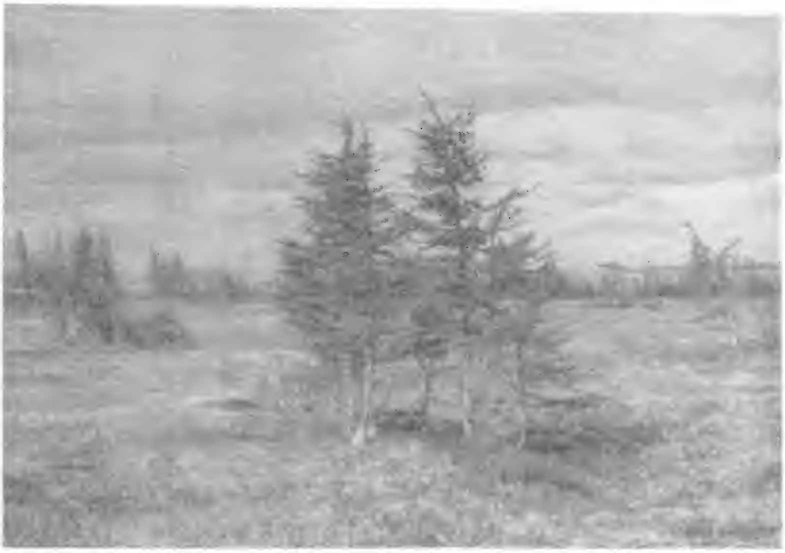


Рис. 3. Куртинные формы лиственницы *Larix dahurica* Turcz. вегетативного происхождения (помещено ружье для масштаба). Северная граница леса на левом берегу р. Хатанги (см. рис. 1), июль, 1970 г.

Следующая фация — склоны холма. Отличие этой фации от первой — не только в рельефе. Лиственницы на склонах немного выше, чем в верхней части холма (5—8 м), деревья толще (10—20 см), стоят они немного гуще — 5—10 м одно от другого; в подлеске здесь встречается *Alnaster fruticosus*, высотой 0.6—2.0 м (совершенно не растет в верхней части холма), карликовая березка и ивы достигают в высоту 0.5—1.0 м.

На склонах холмов, обращенных к р. Лукунской, деревья почти полностью вырублены. Среди пней диаметром 10—15—20 см формируются стланиковые формы лиственницы (рис. 4). Часто это бывают боковые (от пня) укоренившиеся ветви-стланики, лучами отходящие от мертвого пня и давно потерявшие связь с ним. В некоторых местах трещиновато-бугорковатый микрорельеф сменяется пятнами голого грунта, развившимися после сведéния леса. Такие обезлесенные склоны примыкают к надпойменной террасе и к пойме р. Лукунской. Ширина поймы от 1 до 3 км. В пойме лиственница даурская не растет, на правом, коренном берегу р. Лукунской встречаются только отдельные ее куртины и стланиковые формы.

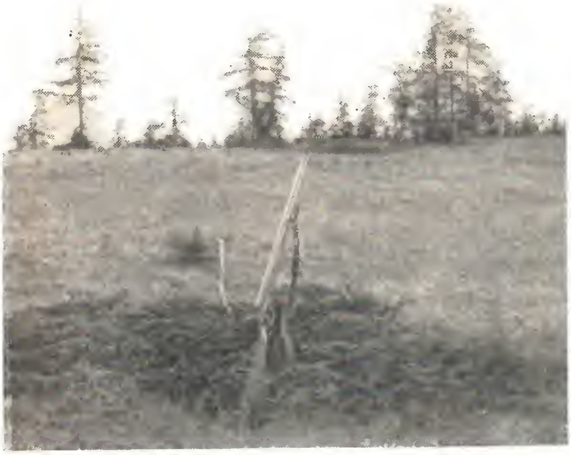


Рис. 4. Северная часть самого северного в мире лесного массива на р. Лукунской. На месте срубленных деревьев формируются полустланиковые и стланиковые формы лиственницы даурской. Июль, 1970 г.

Широко известна точка зрения ряда ботаников и географов, считающих, что в связи с потеплением в высоких широтах идет волна наступления древесной растительности на тундру. При этом очень часто ссылаются на работу Л. Н. Тюлиной «Лесная растительность Хатангского района у ее северного предела» (1937). Это положение вошло даже в некоторые словари-справочники по физической географии (Мильков, 1970 : 56—58), проникло в газеты.[1]

Очень существенные возражения Ф. В. Самбука (1937), суть которых сводится к тому, что доводы Тюлиной далеко не бесспорны, разделяются не всеми авторами. В связи с этим любопытно рассмотреть один из доводов Тюлиной об улучшении роста деревьев, который заключается в том, что происходит эволюция от стланика к полустланику, от полустланика к куртинной лиственнице и далее к более прямым нормального облика деревьям. Этот факт, по мнению Тюлиной, важен, так как подобные формы роста (полустланик, куртинная форма лиственницы) не были описаны Миддендорфом. Это произошло, по мнению Тюлиной, потому, что таких форм во времена Миддендорфа не было, а примерно через 90 лет — в 30-х годах XX в. — они уже были (Тюлина, 1937 : 143, 145), что говорит об улучшении условий роста, возникших после исследований Миддендорфа.

Еще Самбук отмечал, что «на самом деле Миддендорф не разделял стланик от полустланика и от куртинной лиственницы, а все три формы объединял в одну — шпалерную лиственницу» (Самбук, 1937 : 221). Внимательный просмотр работы Миддендорфа (1867), и особенно стр. 564—571, убеждает в правомочности такой постановки вопроса. Стланиковую форму Миддендорф называет криворослой стелющейся лиственницей (стр. 569—570), а то, что мы сейчас называем полустлаником и куртинной формой лиственницы, Миддендорф называл шпалерными деревьями (стр. 565—566). Вот что писал Миддендорф: «Что касается до другой крайности криворослых форм лиственницы, или так называемых мною шпалерных деревьев, то уже самое выражение показывает, что в этом случае непогоды опять породили древесную форму, какую садовник получает посредством подстригания дерева» (1867 : 565). По-видимому, эти соображения натолкнули Л. Н. Тюлину на мысль о том, что во времена А. Ф. Миддендорфа (путешествие его в этих местах состоялось в 1843 г.) куртинных лиственниц не было. Современные лиственничные куртины действительно далеко не всегда напоминают древесную форму, полученную при помощи «подстригания дерева» (рис. 3). Но вот лиственницы, у которых срублен ствол (или он отмер по каким-либо причинам), а нижние боковые ветви стелются по земле, укореняясь и принимая форму полустланика, напоминают декоративные древесно-кустарниковые растения, получаемые садовниками (рис. 4). Не исключено, что во времена Миддендорфа по его маршруту преобладали не куртины, а стланики и полустланики, образовавшиеся в результате рубок стволов лиственниц и обкусываний стволиков оленями. Основанием для такого предположения являются следующие обстоятельства. Пути кочевий вадеевских нганасан с оленями проходят примерно по маршруту: от низовий р. Хета до северо-восточного края оз. Таймыр. Они дважды в год пересекают р. Новую и Ары-Мас.[1] Но так было не всегда. А. А. Попов (1948) приводит данные, свидетельствующие о том, что еще в XVII в. вадеевские нганасаны жили южнее, в лесотундровых и северотаежных районах. Если это так, то можно предположить, что переселение нганасан на север сопровождалось рубкой стволов деревьев, с образованием стлаников и полустлаников за счет оставшихся нижних ветвей (рис. 4); в куртины они могли развиваться уже спустя многие десятилетия. По левому (южному) берегу р. Лукунской сейчас куртинные формы лиственницы крайне редки. Рубки деревьев здесь с образованием стлаников и полустлаников (рис. 4) начались сравнительно недавно, по-видимому, несколько десятилетий назад. Традиционные кочевки коренных жителей с оленями проходили на левом берегу Хатанги и Хеты. Не исключено, что если по р. Лукунской не прекратятся вырубки, то через несколько десятилетий на месте теперешнего лиственничного редколесья, подступающего к реке, образуется полоса из стлаников, полустлаников и лиственничных куртин.

---

[1] См., например, газеты «Сельская жизнь» от 10 XI 1964 и «Социалистическая Якутия» от 1 XI 1970.

Научная общественность уже давно поднимает вопрос о превращении Ары-Маса в заповедник и о передаче его под охрану и наблюдение Комиссии по охране природы Сибирского отделения АН СССР (Тихомиров, 1962). Л. С. Белоусова и Л. В. Денисова (1967) в перечне мест, где необходимо организовать ботанические лесные, точнее сказать лесотундровые, заказники, называют и Ары-Мас, полагая, что это самая северная точка нахождения древесных пород, расположенная на 72°37′ с. ш. (1967 : 42). По-видимому, не только Ары-Мас (на правом и левом берегах р. Новой), но и лесной массив в бассейне р. Лукунской с лиственничными куртинами на правом, северном, берегу, необходимо заповедать.[2]

Никем еще не осуществлено создание комплексного прибора, интегрирующего все факторы среды. Нет и соответствующей методики обработки данных наблюдений. Само растение, точнее дерево, его форма роста, является комплексным, долговременным прибором, регистрирующим информацию о факторах среды, которая может быть расшифрована спустя десятилетия и даже столетия (Кнорре, и др., 1971). В связи с этим вопрос о сохранности деревьев у их северных границ приобретает новый аспект, имеющий, кстати сказать, и серьезное хозяйственное значение при определении изменений лесопокрытой территории Советского Союза. Местное население рубит их, потому что ничего другого не остается делать — нужно отапливать жилища, готовить пищу и т. д. Решать этот вопрос непросто, но решать его нужно. Еще А. Ф. Миддендорф с тревогой писал об «истребительской силе человека», поселяющегося у северных пределов лесов. «Возобновление лесной растительности становится тем сомнительнее, чем безжалостнее истребляется первобытная защита леса. Размножение населения на дальнем севере легко может опередить размножение лесов» (Миддендорф, 1867 : 559). В настоящее время это уже реальность, а не предположение. Деревья на Крайнем Севере население уничтожает быстрее, чем они возобновляются, отсюда интенсивный рост безлесных заболоченных территорий, своеобразных антропогенных тундр, вокруг Магадана, Среднеколымска, Казачьего, Усть-Янска, Хатанги, Жданихи, Норильска, Дудинки, Ныды, Салехарда, Сейды, Сивой Маски, Мурманска, Кировска и других населенных пунктов. Постановление Совета Министров РСФСР от 16 V 1959 «Об установлении защитных полос в северной части притундровых лесов» практически не выполняется, о чем, кстати, говорилось на IV Симпозиуме по продуктивности биогеоценозов Субарктики (Свердловск, март, 1970). Для удовлетворения нужд местного населения в древесине (на топливо, изготовление нарт, песцовых пастей и т. п.) необходим завоз ее из более южных районов.

---

[1] Достаточно полный материал о жизни нганасан, их кочевках был впервые собран Тавгийской экспедицией Академии наук СССР в 1936—1938 гг. (Попов, 1948).

[2] Может быть, не одновременно, поскольку по Ары-Масу обоснования и материалы уже готовы. Но оставить без заповедания этот самый северный на планете лесной массив нельзя.

Выводы

1. Самые северные массивы редкостойных лесов находятся не в бассейне р. Новой (72°28′ с. ш. — Ары-Мас), а в бассейне р. Лукунской на 72° 34′ с. ш. Самые северные лиственничные куртины расположены на правом берегу р. Хатанги на 72°40′ с. ш., самые северные кусты ольхи — на этом же берегу Хатанги на 72°48′ с. ш.; в долине р. Оленек они достигают почти 73° с. ш. Самые северные стланиковые формы лиственницы даурской известны в долине р. Попигай на 72°50′ с. ш.

2. Дерево, его форма роста — самый точный комплексный инструмент, суммирующий и отражающий условия среды. Стланиковые и куртинные формы деревьев — это формы завоевания тундровой территории древесной растительностью.

3. Нельзя допустить уничтожения самых северных на Земле лесных массивов и островков древесной растительности в бассейнах рек Лукунской и Новой. Сохранение их необходимо как с научной, так и с практической точек зрения. Но сохранение их возможно только при создании здесь заповедника.

ЛИТЕРАТУРА

Александрова В. Д. (1937). Тундры правобережья р. Попигай. Тр. Арктич. инст., 63. — Белоусова Л. С., Л. В. Денисова. (1967). Ботанические заказники. В сб.: Примечательные природные ландшафты СССР и их охрана. — Кнорре А. В., Н. В. Ловелиус, Б. Н. Норин. (1971). Колебания прироста *Larix dahurica* Turcz. в лесном острове Ары-Мас (Таймыр). Бот. ж. 56, 5. — Миддендорф А. Ф. (1867). Путешествие на север и восток Сибири, ч. I, отд. IV. — Мильков Ф. Н. (1970). Словарь-справочник по физической географии. — Полозова Т. Г. (1961). О самых северных местонахождениях лиственницы *Larix dahurica* Turcz. и кустарной ольхи *Alnaster fruticosus* Ledeb. в низовьях реки Лены. Материалы по растительности Якутии. — Попов А. А. (1948). Нганасаны. Вып. 1. (Материальная культура). — Самбук Ф. В. (1937). Пределы лесов на Таймыре. Бот. ж., 22, 2. — Тихомиров Б. А. (1962). Безлесие тундры, его причины и пути преодоления. — Толмачев А. И. (1931). О распространении древесных пород и о северной границе лесов в области между Енисеем и Хатангой. Тр. полярной комиссии АН СССР, 5. — Тюлина Л. Н. (1937). Лесная растительность Хатангского района у ее северного предела. Тр. Арктич. инст., 63.

Московский
государственный университет.

(Получено 6 X 1971).

SUMMARY

The author discovered the most northern on Earth location of *Larix* forest tracts, situated on the left bank of river Lukunskaya, right tributary of the river Khatanga. Continuous sparce-growing forest tracts spread here up to 72°34 n. l., *Larix* groves along the same bank of river Khatanga reach 72°40 n. l. The forest island Ary-Mas, considered earlier to be the northernmost in the world, is more southern — 72°28 n. l. It is proposed to establish a reserve for saving and studying this unique natural phenomenon.

ТОМ 57 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ 1972, № 10

УДК 582 : 001.4 : 634.12

В. В. Пономаренко

СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ *MALUS MANSHURICA* (MAXIM.) KOM.

С 5 рисунками

V. V. PONOMARENKO. TAXONOMIC POSITION OF *MALUS MANSHURICA* (MAXIM.) KOM.

В работе приведены данные обследования дикорастущей маньчжурской яблони в Приморском крае с целью выяснения ее систематического положения. Изучение маньчжурской яблони позволило подтвердить ранее установленное положение о самостоятельности этого вида. На островах залива Петра Великого в прибрежной зоне нами отмечена интересная карликовая яблоня, которую мы рассматриваем как подвид маньчжурской яблони и называем ее яблоней Жуковского.

Среди дикорастущих яблонь, произрастающих на территории СССР, особое место занимают восточносибирские и дальневосточные виды рода *Malus*. До настоящего времени неясно их систематическое положение. Особенно много споров вызывает эндемичный вид, произрастающий в Приморском крае — маньчжурская яблоня, *Malus manshurica* (Maxim.) Kom. Синонимы: *Pyrus baccata* L. var. *manshurica* Maxim., *Malus baccata* Borkh. var. *manshurica* C. K. Schneid., *M. baccata* var. *manshurica* f. *latifolia* Koidz., *M. manshurica* Kom., *M. manshurica* var. *genuina* Skvortz., *M. manshurica* Juz., *M. baccata* subsp. *manshurica* Pash.

Впервые маньчжурская яблоня была описана в 1873 г. ботаником К. И. Максимовичем как форма сибирской ягодной яблони — *Pyrus baccata* f. *manshurica* Maxim. Шнейдер (Schneider, 1906) перевел ее в род *Malus* под названием *M. baccata* var. *manshurica* Schneid. В. Л. Комаров (1903) считал маньчжурскую яблоню разновидностью сибирской — f. *manshurica* Maxim. В более поздних своих работах (1917, 1923) он возвел ее в ранг вида — *M. manshurica* Kom. Б. В. Скворцов (1925) в работе «К флоре Маньчжурии» приводит морфологическое описание маньчжурской яблони — *M. manshurica* var. *genuina* Skvortz. Японский систематик Коидзуми (Koidzumi, 1934) вначале назвал ее *M. baccata* var. *manshurica* f. *latifolia* Koidz. (1913), в дальнейшем отнес к самостоятельному виду. В. В. Пашкевич (1929) признавал маньчжурскую яблоню за разновидность сибирской, а позднее в работе «Яблоня» он выделил ее как подвид — *M. baccata* Borkh. subspec. *manshurica* Pash.

В настоящее время нет единого мнения о ее систематическом положении. Так, Асами (Asami, 1927), Редер (Rehder, 1949), П. М. Жуковский (1964) и другие считают маньчжурскую яблоню разновидностью сибирской ягодной, С. В. Юзепчук (1939), Ал. Федоров, О. М. Полетико (1954), И. Т. Васильченко (1963), Д. П. Воробьев (1968) — самостоятельным видом, Ф. Д. Лихонос (1968), Е. Н. Синская (1969), В. Т. Лангенфельд (1970) — подвидом сибирской ягодной яблони.

Маньчжурская яблоня мало исследована, что объясняется незначительной площадью ее распространения на территории СССР. Она редко еще встречается в коллекциях научно-исследовательских учреждений. Многие вопросы биологии, экологии и полиморфизма маньчжурской яблони в настоящее время недостаточно освещены в литературе.

С целью выяснения систематического положения маньчжурской яблони нами изучалась дикорастущая яблоня в южных районах Приморского края (летом 1971), а также в 1970 г. сибирская ягодная яблоня в генцентре ее происхождения — Забайкалье. Были проведены измерения размеров деревьев, величины листовой пластины, черешков, плодов и плодоножек с последующей математической обработкой и собран гербарий. Данные этого обследования позволили сравнить биологические особенности и экологические условия произрастания *M. baccata* и *M. manshurica*, уточнить их ареалы, изучить разнообразие форм и оценить морфологические различия между ними. Кроме того, нами изучен гербарный материал Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР, Всесоюзного института растениеводства им. Н. И. Вавилова, Биолого-почвенного института Дальневосточного центра АН СССР.

В. П. Алексеев (1935) указывает, что маньчжурская яблоня распространена «в северо-китайско-корейской области». Т. Накаи (Nakai, 1916) отмечает повсеместное распространение этой яблони в горных лесах п-ова Кореи, Асами (1927) — в Японии, в провинции Шинато и к северу в Хонто, в Изо и по побережью Кухиро.

По А. М. Скибинской (1966), яблоня маньчжурская в конце третичного периода занимала значительно большую территорию. С наступлением похолодания и движения ледников она отступила до современной границы, из нее выделилась популяция, давшая начало новому, самому морозоустойчивому в мире виду сибирской ягодной яблони.

Современный ареал дикорастущей маньчжурской яблони включает северные и северо-восточные провинции Китая (Шаньси, Хэбэй, Шаньдун, Ляонин, Шэньси, Ганьсу, Цзянсу и др.), п-ов Корею и северные Японские острова. На территории СССР она встречается на Дальнем Востоке в южных районах Приморского края, по побережью залива Петра Великого и на многочисленных островах в северо-западной части Японского моря. На территории Приморского края проходит северовосточная граница ареала этого вида, по мнению А. А. Строгого (1934), южнее р. Амур. Северная граница маньчжурской яблони, по данным Н. В. Ковалева (1936), проходит по 48-й параллели и соприкасается с южным ареалом сибирской ягодной яблони. Н. В. Усенко (1969) приводит факты совместного произрастания этих двух видов в бассейнах рек Даубихе, Улахе, Имана, Бикина в западной части Сихотэ-Алиня, где встречаются и их естественные гибриды. Северо-западная граница ареала маньчжурской яблони проходит на территории Китая в провинциях Шаньси и Шэньси, где она растет вместе с сибирской яблоней. Климат этих мест более континентальный, с более низкими температурами, чем в остальных провинциях, близких к побережью моря.

Приморский край расположен на восточной окраине азиатского материка и занимает южную часть Советского Дальнего Востока, от 42°20′ до 51° с. ш. и от 130 до 140° в. д. Территория края вытянута узкой полосой вдоль Японского моря и Татарского пролива в северо-восточном направлении. Поверхность преимущественно гористая, низменности занимают сравнительно незначительную площадь: в западной части они представлены Уссурийско-Ханкайской равниной, долиной р. Суйфун, узкой полосой по берегам залива Петра Великого и в низовьях крупных рек, впадающих в Японское море. Своеобразие географического положения определяет специфику климата. Климат Приморского края — муссонный. Характерные особенности — малоснежная, солнечная, относительно холодная зима и теплое, влажное и дождливое лето. При среднегодовой сумме 700—800 мм осадков максимум (60%) падает на вторую половину лета. Отсутствие в прошлом в Приморском крае оледенения, особенности климата и географического положения способствовали разнообразию и богатству растительности. Среди дикорастущих плодовых и ягодных растений большой интерес представляет маньчжурская яблоня.

Дикорастущая яблоня распространена по уремам в бассейнах рек: Суйфун, Майхе, Лянчихе, Сидими, Монгугай, Супутинка, Раковка и др.

Растет яблоня также и по побережью Амурского и Уссурийского заливов и на многочисленных островах залива Петра Великого. Произрастает она на склонах или у подошв сопок. Нам попадались деревья, растущие на каменистых горных склонах и даже на скалах. По данным Д. П. Воробьева (1968), маньчжурская яблоня поднимается на высоту до 900—1000 м над ур. м. Много яблони на окраине пос. Барабаш, сел Каменушка, Осиповка, Даниловка, Боголюбовка, Ивановка и др.

Условия произрастания маньчжурской яблони более разнообразны, чем сибирской, которая не заходит в тайгу и не поднимается высоко на склоны сопок. Растет маньчжурская яблоня одиночно или несколькими деревьями, реже группами. Сплошных массивов, как это наблюдается с сибирской яблоней в Забайкалье, мы не встречали. Маньчжурская яблоня обычно предпочитает открытые, хорошо освещенные места, по речным песчаным галечникам или наносным аллювиальным почвам с глубоким и хорошим дренажом. Особенно много яблони во вторичных лесных группировках, возникающих после рубок или пожаров, в лесу при сильном затенении со стороны других древесных пород она малоросла.

Повсеместное распространение яблони в Приморье свидетельствует о приспособленности ее к произрастанию с различными породами. Растет она преимущественно в кедрово-широколиственных лесах. По долинам рек яблоня встречается вместе с *Chosenia macrolepis*[1] и *Populus maximoviczii*, вдоль ключей и речек — с различными видами ив. Кроме того, часто с яблоней растут *Crataegus pinnatifida*, *C. maximoviczii*, *Corylus heterophylla*, *C. manshurica*, несколько видов *Acer*, *Padus maackii*, *Juglans manshurica*, *Betula dahurica*, кустарники *Syringa amurensis*, *Ribes manschuricum*, *R. maximoviczianum*, *R. komarovii*, *Lespedeza bicolor* и другие древесные и кустарниковые породы. На островах Попове, Большом Пелесе, Русском, Рикорда, Наумове, Лаврове, Клыкове и др., некогда соединявшихся с материком, состав растительности в основном близок к таковому на побережье. Яблоня растет совместно с *Quercus mongolica*, *Tilia manshurica*, *Phellodendron amurense*, *Fraxinus mandschurica* и *Rosa koreana*, *R. rugosa*. На островах и на юге Хасанского района изредка встречается вместе с яблоней *Alnus japonica*.

Высота деревьев дикорастущей яблони 5—15 м, по литературным же источникам (Nakai, 1916; Юзепчук, 1939; Жуковский, 1964), она может достигать 30 м, что не подтверждается нашими наблюдениями, самое высокое дерево яблони, встреченное нами в Хасанском районе, имело высоту 20 м. В Приморском крае встречается и карликовая яблоня наряду с обычной маньчжурской.

Размеры деревьев зависят, кроме их возраста, от местоположения участка, мощности почвы, характера увлажнения. В долинах, на опушках, по берегам, на пологих склонах яблоня достигает крупных размеров. С повышением местности, увеличением крутизны склонов и ухудшением почвенных условий высота и размеры деревьев уменьшаются. Это хорошо заметно на о. Попове, где у подножья сопки высота яблони была 10 м, на вершине — 3 м. Следует отметить, что маньчжурская яблоня по высоте намного превосходит сибирскую, высота которой не достигает 10 м, основная же масса представлена кустарниками или деревцами не более 3—7 м (Пономаренко, 1972).

Маньчжурская яблоня имеет один ствол, редко два или более, в диаметре он достигает у взрослого дерева 30—45 см, а в пос. Барабаш нами обнаружено дерево с окружностью ствола 2 м (диаметр 64 см).

Средний возраст яблони (данные лесничества) равняется 30—60 годам, но нередко в Приморском крае нам попадались и более старые деревья. 100-летние яблони мы встретили в Уссурийском, Хасанском районах, на о. Попове, на Дальневосточной опытной станции ВИРа под Владивостоком.

---

[1] Латинские названия приведены по «Флоре СССР».

Маньчжурская яблоня имеет шаровидную до овальной форму кроны. С возрастом, особенно на открытых местах, крона становится раскидистой. Молодые побеги темно-бурые или красноватые, опущенные, старые ветки темно-серые, до сплошь черного, с растрескивающейся корой на штамбах и скелетных ветвях.

Листья 45—110 мм дл., 31—65 мм шир., широкоовальные, эллиптические или округло-эллиптические, реже несколько суженые, на верхушке коротко или внезапно заостренные, по краю в верхней половине мелко и неравномерно городчатые, в нижней половине, а иногда и по всей длине цельнокрайние. Молодые листья опушены с нижней стороны, у взрослых опушение сохраняется обычно снизу вдоль жилок. Черешок 15—48 мм дл.

Листья сибирской яблони в отличие от маньчжурской имеют меньшую величину и ширину, по всему краю городчато-зубчатые, снизу совершенно голые и с более коротким черешком (табл. 1).

В табл. 1 приведены средние размеры и амплитуда изменчивости листьев однолетних побегов маньчжурской и сибирской яблонь, взятых в 50-кратной повторности.

Цветки крупные, 3—5 см в диаметре, напоминают цветки китайки, белые, очень душистые, по 3—8 зонтиковидных соцветий на верхушке укороченных побегов, на длинной, тонкой цветоножке. Чашелистики ланцетные, заостренные, опадающие при плодах.

Плоды маньчжурской яблони 8—12 мм дл. и 6—11 мм шир., продолговато-овальные, иногда грушевидные, бокаловидные, красноокрашенные, плодов с чисто желтой окраской нами не обнаружено, вкус терпкий, кислый, плодоножка 22—60 мм дл. и около 1 мм толщ. При созревании плоды размягчаются, становятся полупрозрачными и легко раздавливаются. При сборе гербария плоды часто сминаются и утрачивают свою первоначальную форму. Ботаники часто считают форму плодов маньчжурской яблони продолговатой, удлиненной, а у сибирской округлой — шаровидной, однако у маньчжурской яблони длина плода лишь немного больше его ширины.

О формовом разнообразии яблони в литературе очень мало сведений. Б. В. Скворцов (1925) выделяет 2 разновидности маньчжурской яблони, var. *genuina* Skv. с шаровидными или овальными плодами 9—11 мм дл. и шир. и var. *gordeievii* Skv. с удлиненными плодами 12—15 мм дл. и 9—12 мм шир. Н. В. Ковалев (1936) упоминает о разнообразии маньчжурской яблони по форме и окраске плодов. В. В. Пашкевич (1938) на стр. 42 ссылается на Г. Тарасенко (диссертация), который выделил 4 разновидности этой яблони. По данным А. П. Драгавцева (1966), в провинции Шаньси (Северный Китай) найдена интересная форма маньчжурской яблони, хорошо растущей на карбонатных почвах.

На о-вах Лавров, Клыков, Желтухин нами обнаружена очень интересная карликовая яблоня, отличающаяся от обычной маньчжурской. Она представляет собой очень ветвистые, низкорослые деревца 20 см—1.5 м выс., с невысоким штамбом, диаметром 4.5—11.4 см (рис. 1). Кора пепельно-серая, с растрескивающейся и шелушащейся коркой. Скелетные ветви диаметром 2.0—4.4 см, изогнутые и переплетенные между собой. Молодые побеги опушенные, светло-коричневые, с укороченными междоузлиями. Годичный прирост небольшой. Крона очень загущена, неправильной плоско-округлой формы, иногда распластывается по поверхности почвы до 2 м в сторону. Листья полукожистые, плотные, 45—86 мм дл. и 34—51 мм шир. (табл. 1), овальные или эллиптические, при основании несколько суженные, на верхушке коротко или внезапно заостренные, реже без верхушки, по краю цельнокрайние или в верхней половине мелкогородчатые, молодые листья снизу опушенные, взрослые обычно опушенные лишь снизу вдоль жилок. Черешок 15—40 мм.

Плоды карликовой яблони собраны по 5—6 вместе, 7—11 мл дл. и 8—12 мм шир., темно-красные, округло-сплюснутые, с большим опробковевшим пятном на блюдце, в нижней части плода имеется небольшая

ТАБЛИЦА 1

Варьирование размеров пластинки листа и черешка яблонь сибирской и маньчжурской (в мм)

Номер образца	Средняя длина листа	$M \pm m$	Амплитуда варьирования длины пластинки	Средняя ширина листа	$m \pm M$	Амплитуда варьирования ширины пластинки	Средняя длина черешка	$m \pm M$	Амплитуда варьирования черешка
Сибирская яблоня:									
№ 1	62	±2.8	54—86	34	±1.7	25—46	21	±2.2	14—31
№ 8	57	±2.6	41—75	32	±1.5	24—41	18	±1.7	12—29
Маньчжурская яблоня:									
№ 2	81	±1.6	62—109	49	±1.1	31—63	28	±0.6	23—45
№ 4	76	±1.3	62—100	46	±0.9	33—57	30	±0.9	18—45
№ 5	84	±1.2	72—110	49	±0.9	38—65	37	±1.0	15—45
№ 6	82	±1.6	62—103	45	±1.2	31—56	31	±1.2	18—48
Подвид яблоня Жуковского	68	±1.3	45—86	42	±0.6	34—51	27	±0.8	15—40

ТАБЛИЦА 2

Варьирование размеров плодов яблони маньчжурской (в мм, среднее — 50 плодов)

Пункт	Длина	$M \pm m$	Амплитуда варьирования	Ширина	$M \pm m$	Амплитуда варьирования	Длина плодоножки	$m \pm M$	Амплитуда варьирования
о. Попов	9.5	±0.1	8—12	8.3	±0.1	6—11	28	±0.6	22—43
Заповедник Кедровая падь . .	9.1	±0.1	8—10	8	±0.1	7—9	42	±0.6	35—50
п. Барабаш	9.1	±0.1	8—11	8.3	±0.08	7—9,5	41	±0.8	33—60
г. Владивосток . . .	10.7	±0.4	9—12	10.2	±0.3	7—10	42	±1.6	34—53
г. Уссурийск	10.3	±0.1	9—12	9.7	±0.1	8—11	35	±0.6	25—45
Заповедник Супутинский	10.2	±0.1	9—11	10	±1.2	8—10	47	±1.2	34—54
о. Лавров, подвид яблоня Жуковского	8.9	±0.1	7—11	10	±0.1	8—12	39	±0.1	17—56

ребристость. Вкус терпкий, вяжущий, кислый. Плодоножка 17—56 мм (табл. 2, рис. 2).

Встречается карликовая яблоня в прибрежной или литоральной зоне по берегу моря, в 15—30 м от полосы прибоя, обычна на северной, северо-восточной стороне островов, на галечнике, песке или на голых камнях. Интересно отметить, что, расселяясь, она занимает новые территории на каменистой почве, лишенной другой растительности; образует плотные, густые и непроходимые заросли или прижатые флаговые формы в условиях берегового климатического режима с сильными и постоянными

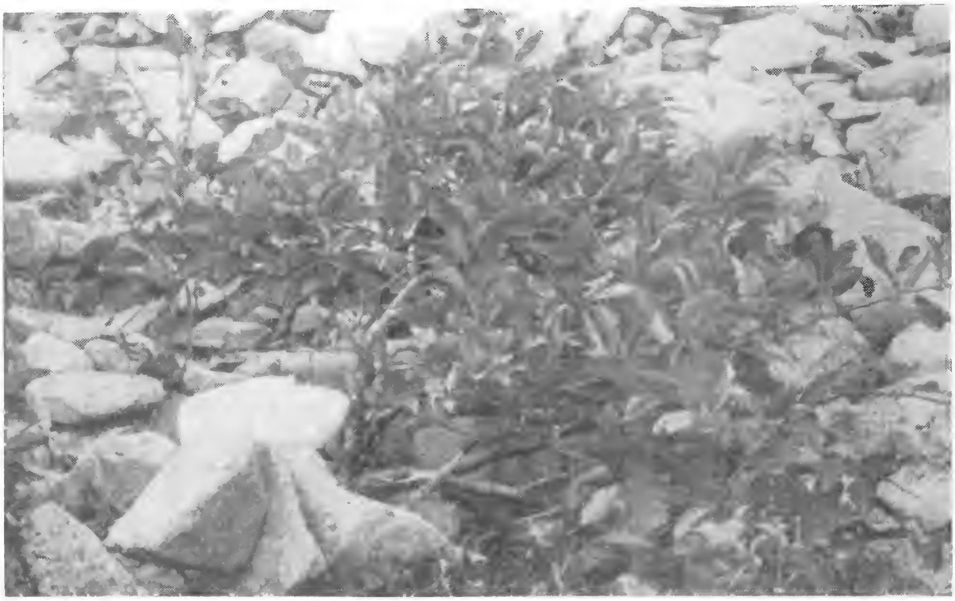


Рис. 1. Карликовая маньчжурская яблоня.

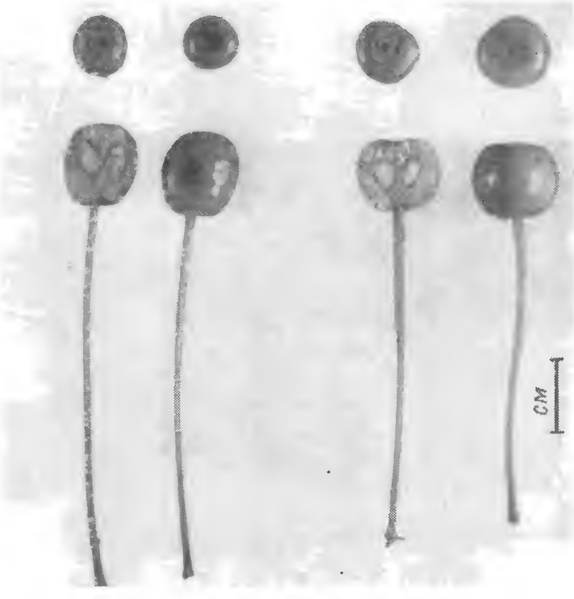


Рис. 2. Плоды обычной маньчжурской яблони и яблони Жуковского.

ветрами, частыми туманами и увлажнением засоленной водой. Яблоневые заросли тянутся вдоль побережья на сотни метров при ширине заросли 10—40 м (рис. 3).

Размножается карликовая яблоня преимущественно корневыми отпрысками. На песчаной косе о. Лаврова нами отмечена интересная особенность ее — распластанные и прижатые к почве ветви укоренялись и давали новые вертикальные побеги, причем очень близко от берега моря (рис. 4). Корни залегают горизонтально, очень разветвленно, но неглубоко. Подсчет годовых колец позволил установить, что деревья диаметром 3.5 см имели возраст 24—25 лет, а диаметром 11 см — 80 лет. Средний возраст зарослей составляет 15—50 лет. Встречаются деревья и старше — около 100 лет (рис. 5). В силу специфических условий климата на островах фазы роста, цветения, плодоношения запаздывают по сравнению с материком на 10—16 дней. На островах у обычной маньчжурской яблони в 1971 г. отсутствовал или был незначительным урожай плодов, в то время как карликовая яблоня плодоносила обильно. Яблоня отличалась повышенной устойчивостью к зимним неблагоприятным условиям и высокой иммунностью к ряду грибных заболеваний в летний период.

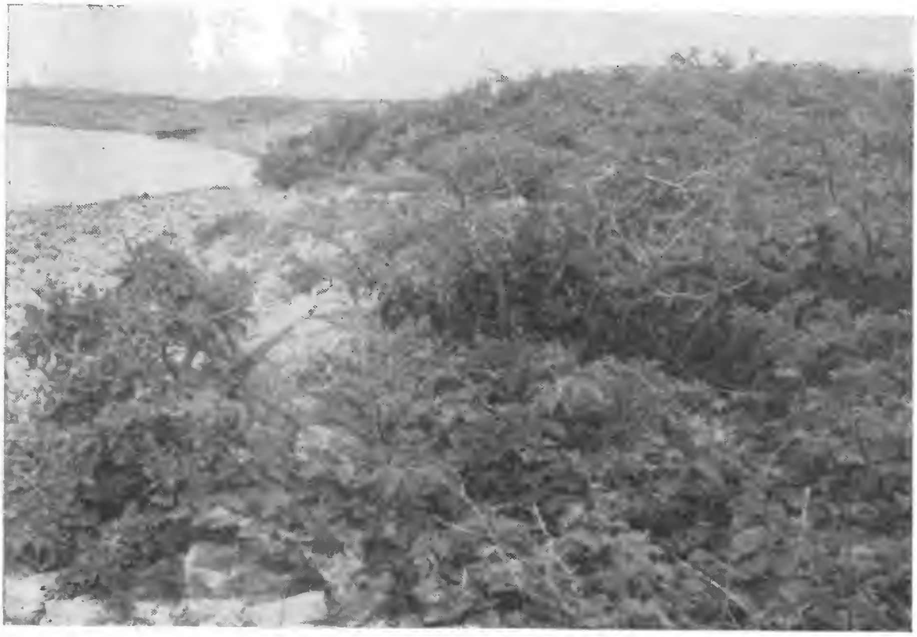


Рис. 3. Заросли яблони в прибрежной зоне, о. Лавров.

Карликовая яблоня отличается от маньчжурской формой плодов (ширина больше длины плода, табл. 2), силой роста и экологическими условиями произрастания. Мы считаем ее хорошо отграниченным новым подвидом маньчжурской яблони, названа она в честь П. М. Жуковского *Malus manshurica* subsp. *zhukovskyi* Ponomarenko subsp. nova. (Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции, 1972, том 46, вып. 2, стр. 65).

Географическое распространение маньчжурской яблони теснейшим образом связано с экологическими условиями произрастания. Цветет она во второй половине мая, в течение 10—12 дней, плоды созревают в сентябре. Обильное плодоношение наблюдается периодически, через 1—2 года. Урожай ее превышает урожайность сибирской яблони за счет мощного развития дерева. Д. П. Воробьев (1935) сообщает, что иногда в октябре наблюдаются случаи вторичного цветения яблони. Нами вторичный рост побегов, вызванный очень обильными дождями и теплой погодой, отмечался в августе 1971 г. в Приморском крае.

Маньчжурская яблоня — растение мезофильное, приуроченное к условиям приморского климата, произрастает на побережьях Восточно-Китайского, Желтого и Японского морей. Сибирская яблоня более ксероморфна и произрастает в более континентальных, засушливых и холодных условиях Восточной Сибири. Маньчжурская яблоня менее морозоустойчива и далеко в глубь материка не заходит. Размножается яблоня в Приморском крае семенным путем, реже корнеотпрысковым, сибирская яблоня в Забайкалье размножается только вегетативно (Пономаренко, 1972).

Муссонный климат — частые и обильные дожди и туманы в летний вегетационный период и теплая погода — благоприятствует развитию грибных болезней. Особенно большой ущерб наносят сортам культурной яблони плодовая гниль, парша и др., что в Приморском крае сводит на нет значение этой ценной плодовой культуры. Несмотря на неблагоприятные погодные условия, нами была отмечена высокая иммунность маньчжурской яблони к грибным заболеваниям. Попадались здоровые деревья совершенно без всяких признаков повреждения листовой поверхности, побегов и плодов, в то время как обычные культурные сорта яблони были поражены. Сильно повреждается болезнями и сибирская яблоня. Большой вред маньчжурской яблоне наносят моль и листовертки, которые могут повреждать до 100% листовой поверхности и нередко приводят дерево к гибели. По литературным данным, иногда повреждает яблоню омела, но, по-видимому, это случается довольно редко, нами были отмечены всего только 2 случая повреждений в прибрежной зоне.

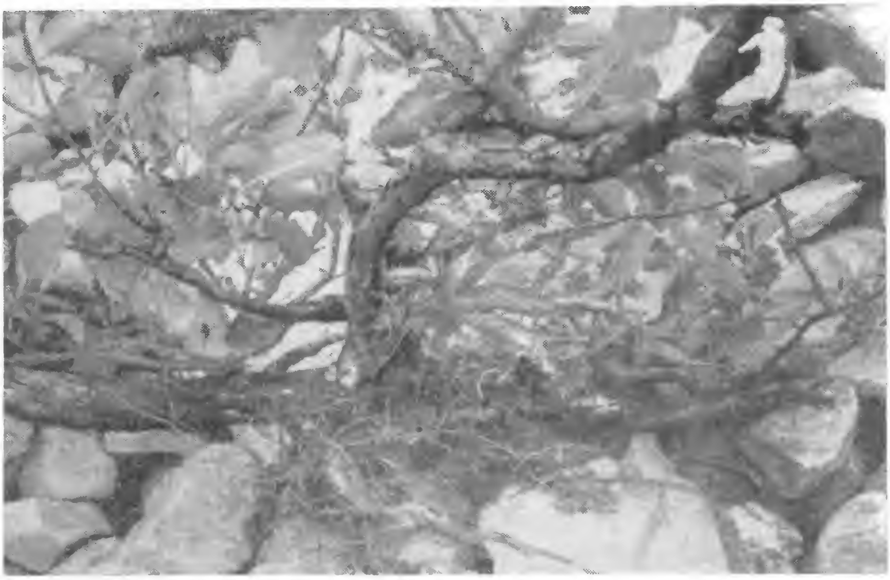


Рис. 4. Укоренение ветвей карликовой яблони.

На различия между видами указывал большой знаток сибирского садоводства М. Г. Никифоров. Он отмечал, что «Уссурийская ягодная яблоня при внимательном наблюдении характерно отличается от типичной сибирки большею шиповатостью ветвей, рыхлостью и сочностью древесины, формою листьев. Происходя из более влажного и теплого климата Уссурийского края, она плохо мирится с засухами» (1911 : 488).

Как указывает Шоу (Show, 1934) и А. П. Драгавцев(1966), маньчжурская яблоня — хороший подвой для культурной яблони, прививка на нее широко практикуется в Китае (известно, что сибирская яблоня недостаточно хороший подвой). Крупноплодные сорта яблони плохо срастаются с ней, наблюдается несовместимость привоя, приводящая прививки к гибели. Использовать ее можно исключительно для мелкоплодных сортов типа китаек, ранеток, крэбов, она перспективна в природных условиях Урала и Сибири. В СССР маньчжурская яблоня как подвой еще не испытывалась. По нашему мнению, она представляет большой научный и практический интерес как подвой для Дальнего Востока.

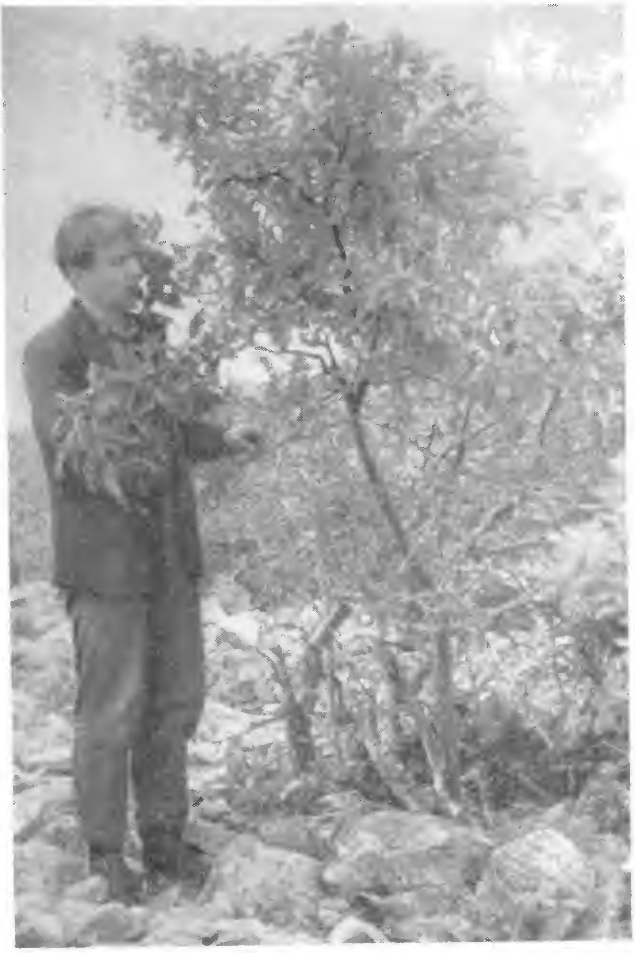


Рис. 5. 100-летняя яблоня Жуковского на берегу моря.

Маньчжурская яблоня — хороший медонос и охотно посещается пчелами. Она очень красива весной во время цветения и осенью с плодами, поэтому ее часто используют в Китае и на п-ове Корея для озеленения. Древесина яблони плотная, вязкая и используется для различных токарных и столярных поделок. Особенно ценна она как исходный материал для селекции, при выведении иммунных к болезням сортов яблони. Селекционеры часто использовали в скрещиваниях сибирскую яблоню как самую морозоустойчивую. Интересный материал для испытания представляют собою формы маньчжурской яблони, обладающие устойчивостью к болезням и сравнительной морозоустойчивостью, а также солеустойчивостью.

Пищевого значения маньчжурская яблоня в Приморском крае не имеет, хотя, по сообщению местных лесников, на островах в урожайные годы плоды ее заготовляются в значительных количествах для переработки.

Распространение яблони в Приморском крае в настоящее время незначительно. По данным Н. В. Ковалева (1936), вблизи с. Раковки яблоня занимала массив в несколько сот гектаров. По устному сообщению Д. П. Воробьева, до Великой Отечественной войны в окрестностях г. Уссурийска было много дикорастущей яблони, но фабрика учебных пособий при Южно-Уссурийском отделении Географического общества полностью истребила ее в процессе заготовки древесины. Таких площадей, какими располагает сибирская яблоня в Забайкалье, маньчжурская яблоня не имеет. В заповедниках «Кедровая падь» и Супутинском она встречается в незначительных количествах. Для сохранения этого вида целесообразно было бы взять под охрану один из островов залива Петра Великого, где в зарослях местами она составляет 10—15% в составе насаждений при значительном формовом разнообразии.

В результате экспедиционного обследования, изучения и сопоставления рассматриваемых видов яблони мы пришли к выводу, что сибирская и маньчжурская яблони отличаются друг от друга по морфологическим признакам, биологическим особенностям и экологическим условиям произрастания (табл. 3). Это позволило подтвердить ранее установленное В. Л. Комаровым положение о самостоятельности этих видов.

ТАБЛИЦА 3

Отличительные признаки видов

Сибирская яблоня	Маньчжурская яблоня
Кустарник или деревья 3—7 м выс.	Деревья 5—15 м выс.
Максимальная высота 10 м	Максимальная высота 20 м
Диаметр ствола 15—25 см	Диаметр ствола 35—45 см
Лист 41—86 мм дл., 24—46 мм шир.	Лист 45—110 мм дл., 31—65 мм шир.
Край листа городчато-зубчатый	Край листа цельный или в верхней половине мелко-городчатый
Нижняя сторона пластинки голая	Нижняя сторона пластинки опушенная
Черешок 12—31 мм дл.	Черешок 15—48 мм. дл.
Плоды 5—10 мм в диам.	Плоды 8—12 мм дл., 6—11 мм шир.
Форма плодов шаровидная, округлая	Форма продолговатая, овальная
Основной способ размножения корнеотпрысковый	Основной способ размножения семенной
Высокая морозоустойчивость	Средняя морозоустойчивость
Засухоустойчива	Мезофильна
Сильно повреждается грибными болезнями	Устойчива к ряду грибных заболеваний
Плохой подвой для крупноплодных сортов яблони	Хороший подвой для крупноплодных сортов яблони
Ареал — Восточная Сибирь, Монголия, Северный Китай.	Ареал — Приморские районы Северо-Восточного и Северного Китая, п-ов Корея и северные острова Японии.

Выводы

1. Обследование и изучение дикорастущей маньчжурской и сибирской яблонь в Приморском крае и в Забайкалье позволило подтвердить ранее установленное В. Л. Комаровым положение о самостоятельности этих видов, различающихся по морфологическим, биологическим и экологическим признакам, разделенных географически достаточно хорошо и имеющих свои ареалы.

2. Характерные отличия маньчжурской яблони — опушение молодых годичных побегов, листьев и чашечки цветка, а также цельнокрайность листа или мелкогородчатость верхней части края, более длинный черешок (в противоположность городчато-зубчатому краю листа сибирской), кроме того, все части маньчжурской яблони крупнее: ствол, крона, листья и плоды.

3. Маньчжурская яблоня более мезофильна, приспособлена к муссонному климату, а сибирская более ксероморфна, произрастает в континен-

тальных условиях, в засушливом и холодном климате. Поэтому оба вида имеют различную степень морозоустойчивости и устойчивости к повреждениям грибными заболеваниями.

4. На островах залива Петра Великого найдена интересная карликовая форма яблони, отличающаяся от обычной маньчжурской своеобразным ростом и плоско-округлыми плодами. Эта карликовая яблоня рассматривается нами как подвид маньчжурской яблони и названа яблоней Жуковского.

ЛИТЕРАТУРА

Алексеев В. П. (1935). Растительные ресурсы Китая. — Васильченко И. Т. (1963). Новые для культуры виды яблони. — Воробьев Д. П. (1935). Растительный покров южного Сихотэ-Алиня и дикорастущие плодово-ягодные растения в нем. Тр. ДВ фил. АН СССР, сер. бот., 1. — Воробьев Д. П. (1968). Дикорастущие деревья и кустарники Дальнего Востока. — Драгавцев А. П. (1966). Плодоводство в Китае. — Жуковский П. М. (1964). Культурные растения и их сородичи. — Ковалев Н. В. (1936). Растительные ресурсы плодовых культур Дальнего Востока. Соц. растениеводство, 18. — Ковалев Н. В. (1937). Плодово-ягодные растения Дальнего Востока. Природа, 1. — Комаров В. Л. (1903). Флора Маньчжурии, 2. — Комаров В. Л. (1917). Типы растительности Южно-Уссурийского края. Тр. почвенно-бот. эксп. исслед. Аз. России, 2. — Комаров В. Л. (1923). Растения Южно-Уссурийского края. Тр. Главн. бот. сада, 39, 1. — Лангенфельд В. Т. (1970). Род *Malus* Mill. (систематика, география, филогения). — Лихонос Ф. Д. (1968). О происхождении сортов культурной яблони. Генетика, 3. — (Максимович К. И.) Maximowicz C. J. (1873). Diagnoses plantarum novarum Japoniae et Mandshuriae. Bull. Acad. Sci. Petersb., 19. — Никифоров М. Г. (1911). Выносливые подвои для яблонь. Прогрессивное садоводство, 14—17. — Пашкевич В. В. (1929). Современное положение вопроса о происхождении многообразия диких и культурных форм яблони. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., 22, 3. — Пашкевич В. В. (1938). Яблоня. Природа, 5. — Пономаренко В. В. (1972). Сибирская ягодная яблоня в Забайкалье. Растительные ресурсы, VIII, 1. — Синская Е. Н. (1969). Историческая география культурной флоры. — Скворцов Б. В. (1925). К флоре Маньчжурии. Изв. главн. бот. сада, 24. — Скибинская А. М. (1966). Историческая география рода *Malus*. Бюлл. Главн. бот. сада. 61. — Строгий А. А. (1934). Деревья и кустарники Дальнего Востока. — Усенко Н. В. (1969). Деревья, кустарники и лианы Дальнего Востока. — Федоров Ал. А., О. М. Полетико. (1954). Род яблоня. В кн.: Деревья и кустарники СССР, 3. — Юзепчук С. В. (1939). Род яблоня — *Malus* Mill. «Флора СССР», 9. — Asami Y. (1927). The crab-apples and nectarines Japan. — Koidzumi G. (1934). Synopsis of the genus *Malus*. Acta phytotax. et geobot., III, 4. — Nakai T. (1916). Flora sylvatica Koreana. Pars. IV. — Rehder A. (1949a). Bibliographie of cultivated trees and shrubs. — Rehder A. (1949б). Manual of cultivated trees and shrubs. — Schneider C. (1906). Illustriertes Handbuch der Laubholzkunde, I. — Show H. (1934). The familiar trees of Hopel.

Всесоюзный институт
растениеводства им. Н. И. Вавилова,
Ленинград.

(Получено 8 XII 1971).

SUMMARY

The article presensts the results of study of the wilde-growing Manshurian apple-tree, undertaken with the purpose of determining its systematic position. The study of the Manchurian apple-tree in Primorie has substantiated the previuosly made statement of the independency of this species. On the islands of the gulf of Peter the Great, in coastal zone an interesting dwarf apple-tree has been discovered, considered as a subspecies of Manshurian apple and named Zhukovsky apple-tree.

УДК 582 : 001.4 : +576.12 : 582.263

К. Л. Виноградова

О СИСТЕМАТИЧЕСКОМ ПОЛОЖЕНИИ И ФИЛОГЕНЕЗЕ ПОРЯДКА *SIPHONOCLADALES (CHLOROPHYTA)*

С 2 рисунками

K. L. VINOGRADOVA. ON THE TAXONOMIC POSITION AND PHYLOGENY OF THE ORDER *SIPHONOCLADALES* (*CHLOROPHYTA*)

В статье обсуждается объем порядка *Siphonocladales*, его родственные связи с другими группами зеленых водорослей и направления эволюции в пределах порядка. Автор обосновывает необходимость включения *Cladophoraceae* в порядок *Siphonocladales*, отрицает родственные связи *Siphonocladales* с улотриксовыми водорослями и считает, что водоросли порядка *Siphonocladales* берут начало от общего с *Siphonales* предка, который в свою очередь происходит от одноклеточных морских форм, в настоящее время вымерших. В пределах порядка эволюция пошла в направлении упорядочения морфологической структуры, наиболее же примитивными организмами в нем следует считать *Valonia* и *Dictyosphaeria*, наиболее высоко организованными — представителей сем. *Cladophoraceae*.

Порядок *Siphonocladales* входит в комплекс сифоновых водорослей. Этот комплекс объединяет многоядерные несептированные и септированные водоросли из порядков *Siphonales*, *Siphonocladales* и *Cladophorales*. История изучения этих порядков изобилует противоречивыми мнениями об объеме и самостоятельности каждого из них, о систематическом положении отдельных семейств и родов, об их происхождении и путях эволюции.

Вопрос об объеме порядка *Siphonocladales* в первую очередь связан с вопросом о положении кладофоровых водорослей и в этом пункте наиболее интересен. Сейчас довольно широко распространено мнение, что кладофоровые водоросли входят на положении сем. *Cladophoraceae* в порядок *Siphonocladales* (Feldmann, 1938; Chapman, 1954a, 1962; Jónsson, 1962; Bourrelly, 1966; Fott, 1971, и др.). Однако оно не является общепризнанным, и многие альгологи считают *Cladophorales* самостоятельным порядком. Фритч (Fritsch, 1947, 1956), отделяя *Cladophoraceae* от остальных *Siphonocladales*, предполагает, что многоядерное состояние в эволюции могло возникать неоднократно, находит сходство многоядерных кладофоровых и многоядерных сифонокладовых поверхностным и связывает *Cladophorales* с улотриксовыми водорослями на основе аналогичного клеточного нитчатого строения; остальные сифонокладовые Фритч включает в качестве сем. *Valoniaceae* в порядок *Siphonales*. Другие альгологи полагают, что существует три отдельных порядка: *Cladophorales*, *Siphonocladales* и *Siphonales*, при этом одни ограничивают объем *Cladophorales* сем. *Cladophoraceae* (Eubank-Egerod, 1952), другие помещают в него и сем. *Anadyomenaceae* (Papenfuss, 1955), обычно включаемое в *Siphonocladales*.

В настоящее время альгология располагает достаточным количеством сведений о строении и биологии изучаемых водорослей для того, чтобы можно было более или менее решительно отстаивать первую из упомянутых точек зрения. Свидетельства неопровержимого родства *Cladophoraceae* с остальными *Siphonocladales* можно проследить по целому ряду принципиальных черт. Наиболее серьезные доводы в пользу этого родства приводят Чэпман (Chapman, 1954a, 1962) и, главное, Джонсон, (Jónsson, 1962, 1965). Поскольку в русской литературе этот вопрос совсем не обсуждается, хотя и в ней имеются сторонники как той, так и другой точек зрения, целесообразно обобщить все имеющиеся данные о сходстве и различии этих водорослей, чтобы альгологи могли прийти к единодушному мнению по этому вопросу.

Прежде всего нужно сказать несколько слов об объеме самого сем. *Cladophoraceae*. К нему следует относить лишь роды *Cladophora*, *Chaetomorpha* и *Rhizoclonium*. До недавнего времени в него включались роды *Urospora*, *Acrosiphonia* и *Spongomorpha*, сходные с первыми морфологически. Однако было обнаружено, что между той и другой группой родов существуют принципиальные различия, на основании которых *Urospora*, *Acrosiphonia* и *Spongomorpha* выделяются в отдельное семейство, которое не должно оставаться в порядке *Cladophorales*, так как имеет принципиальные отличия от *Cladophoraceae* и обнаруживает близость с *Ulotrichales* (Jónsson, 1962, и др.).

Сходство сем. *Cladophoraceae* с остальными сифонокладовыми проявляется во внешнем строении и организации слоевища. Общий план строения *Cladophora* очень близок к таковому *Cladophoropsis* и *Microdictyon*. *Microdictyon mutabile* из Новой Зеландии вегетирует в двух формах, одна из которых с трудом отличима от грубых видов *Cladophora*. У видов *Cladophoropsis* наблюдается отделение ветвей перегородками, что свойственно *Cladophora*. Морфология *Cladophora pellucida*, у которой слоевище представляет длинную нижнюю клетку с пучком нитей на вершине, очень напоминает *Ernodesmis verticillata*. Сходным в обеих группах является и характер ветвления: отхождение ветвей от верхней стенки клетки, а также тенденция к образованию слоевища, разветвленного в одной плоскости. У *Cladophora boodleoides*, так же как и у *Boodlea* (*Boodleaceae*) и *Struvea* (*Siphonocladaceae*), образуются анастомозы с помощью так называемых тенакул. Органом прикрепления у *Siphonocladales* служат неклеточные ризоиды, так же как у *Cladophora* и *Chaetomorpha*. У *Microdictyon* (*Anadyomenaceae*) формируются адвентивные ризоиды, не отличимые от ризоидов *Cladophora prolifera*.

В ранних стадиях онтогенеза и в способе формирования слоевища также прослеживается заметное единство кладофоровых и сифонокладовых. У последних формирование слоевища начинается с образования сифонной структуры, булавовидной или пузыревидной, ориентированной вертикально вверх, перпендикулярно субстрату. Эта структура представляет определенную стадию в онтогенезе, ее нельзя назвать просто клеткой прорастания, так как она существует заметное время и прежде, чем в ней начнутся клеточные деления, достигает заметных размеров, дифференцируясь на базальную — ризоидальную и апикальную части. У *Chaetomorpha* и *Rhizoclonium* первое поперечное деление происходит довольно рано, однако у многих *Cladophora* оно происходит очень поздно, и образующаяся в результате длинная сифонная структура очень похожа на молодые растения *Siphonocladus* и *Anadyomene* (Jónsson, 1962). У *C. pellucida* сифонная структура выражена еще более резко.

Если сходство во внешней морфологии взрослого таллома не обязательно свидетельствует о родстве и может быть поверхностным, то единство ранних стадий развития отражает единство происхождения группы.

Что касается строения клетки, то здесь мы находим очень важные черты сходства. Клетки всех *Cladophoraceae* многоядерны, за исключением лишь *Rhizoclonium kochianum*, так же как и клетки сифонокладовых. Для сифонокладовых характерен способ деления, известный как сегрегативное деление. Оно заключается в том, что протоплазма, сжимаясь распадается на отдельные многоядерные участки, которые одеваются собственной оболочкой. По мере роста сформированных участков оболочки их смыкаются. Наиболее характерной чертой этого типа деления является полная независимость образования перегородок от деления ядер. Обычно в литературе было принято считать, что деление у кладофоровых принципиально отличается от деления сифонокладовых тем, что у кладофоры деление начинается с образования цитоплазматического валика, который растет центростремительно и, смыкаясь, делит клетку или сегмент на две части. Однако более внимательное изучение показывает много общего между способом деления кладофоровых и сифонокладовых водорослей. У кладофоровых также образующиеся сегменты — полиэнергидные образования, часто неравной длины, и, главное, также отсутствует связь между делением цитоплазмы и делением ядра (Jónsson, 1962, 1965; Schussnig, 1960). Кроме того, недавно у *Cladophora pellucida* было обнаружено сегрегативное деление: в длинных клетках цитоплазма распадается на 3—4 пузырька, каждый из которых окружен собственной слизистой оболочкой (Perrot, 1968). Шуссниг (Schussnig, 1960) рассматривает деление такого типа, как у *Cladophora*, крайним случаем деления типа сегрегативного. С другой стороны, такой же способ деления, как у *Cladophora*, с образованием цитоплазматического валика, наблюдается у представителей сем. *Anadyomenaceae*, т. е. в группе переходной, которая еще сильно тяготеет к остальным *Siphonocladales*.

Идентичны в обеих группах структура клеточных оболочек и их химический состав (Jónsson, 1962, и др.). В той и другой группе один тип хлоропласта. Он имеет сетчатое строение в результате того, что отдельные «псевдопласты», по терминологии Шадефо (Chadefaud, 1941), более или менее плотно соединены друг с другом. У *Valonia* тяжи, связывающие отдельные пластиды, узкие и довольно длинные, тогда как у *Cladophora* тенденция к агрегации отдельностей выражена в разной мере и у некоторых видов хлоропласт выглядит цельной, но перфорированной пластинкой, однако принцип строения хлоропласта в том и другом случае один и тот же.

Сходство кладофоровых и сифонокладовых проявляется и в размножении. Клетки размножения — споры и гаметы — образуются в отдельных сегментах, специальные органы размножения отсутствуют. Выход спор и гамет у сифонокладовых осуществляется через одну или несколько пор, у кладофоровых — через одну пору. У морских видов *Cladophora*, *Chaetomorpha* и *Rhizoclonium* основным типом жизненного цикла является изоморфная смена диплоидного спорофита и гаплоидного гаметофита. Редукционное деление происходит при образовании зооспор, которые, прорастая, дают непосредственно гаметофиты. Но у *Cladophoraceae*, в частности у пресноводного вида *Cladophora glomerata*, имеется и другой тип жизненного цикла — диплофазный моногенетический с редукционным делением перед образованием гамет. У *Siphonocladales* размножение и смена форм развития изучены не полностью, имеющиеся сведения носят довольно отрывочный характер, но те, что имеются, не позволяют говорить об отличиях в размножении кладофоровых и сифонокладовых. Для *Anadyomene*, *Willeella*, *Microdictyon* (сем. *Anadyomenaceae*) характерна изоморфная смена диплоидного спорофита и гаплоидного гаметофита. Изоморфная смена отмечена и у *Valonia macrophysa*. Имеющиеся в литературе указания о наличии 4-жгутиковых зооспор у *Boodlea coacta* (Chichara, 1955), у некоторых *Struvea* (Eubank-Egerod, 1952), у *Boergesenia forbesii* (Iengar, 1938) заставляют предполагать и у этих водорослей наличие того же жизненного цикла. С другой стороны, у *Valonia utricularis* отмечен жизненный цикл, подобный *Cladophora glomerata* (Schechner-Fries, 1934; Schussnig, 1938). Таким образом, особенности размножения изучаемых водорослей не дают повода для их разделения, хотя было принято, основываясь на данных о размножении *Valonia utricularis*, считать, что размножение *Siphonocladales* обнаруживает сходство с таковым *Siphonales*, так как у последних мейоз происходит при гаметогенезе и нет смены спорофита и гаметофита. Открытие у других видов *Valonia* изоморфной смены форм развития опровергает это мнение.

Итак, из рассмотрения принципиальных черт кладофоровых и сифонокладовых с очевидностью вытекает, что кладофоровые водоросли не могут быть выделены в качестве самостоятельного порядка и заслуживают всего лишь места семейства в порядке *Siphonocladales*. История систематики этих водорослей также подтверждает это положение. Род *Cladophoropsis*, например, помещался разными авторами то в сем. *Cladophoraceae*, то в *Boodleaceae*, то в *Siphonocladaceae*, что свидетельствует о близости этих семейств; сем. *Anadyomenaceae*, обладая признаками сифонокладовых, обнаруживает наибольшее сходство с *Cladophoraceae* и помещается одними специалистами в порядок *Siphonocladales*, другими — в порядок *Cladophorales*.

Теперь, когда доказано сходство и родство кладофоровых и сифонокладовых водорослей, интересно рассмотреть родственные связи сифонокладовых с другими группами зеленых водорослей, их происхождение и направления эволюции внутри порядка. В литературе существует несколько точек зрения по этому вопросу. Фритч (1947) и Смит (Smith, 1938) выводят кладофоровые из *Ulotrichales*, отделяя их от сифонокладовых, последние включают в один порядок с сифоновыми и считают, что сифоновые водоросли берут начало от хлорококковых водорослей, а сифонокладовые образуются в результате усложнения несептированных форм. По другой точке зрения, *Cladophorales*, *Siphonocladales* и *Siphonales* — три независимые линии развития, берущие начало от хлорококковых предков (Papenfuss, 1951; Eubank-Egerod, 1952). Третья точка зрения, имеющая большинство сторонников и наиболее аргументированная, связывает происхождение кладофоровых водорослей с улотриксовыми, а сами кладофоровые, независимо от того, в ранге семейства или самостоятельного порядка они принимаются, считает примитивной группой, давшей начало остальным сифонокладовым, а через них, в результате утраты клеточных перегородок, — сифоновым водорослям. Наиболее ярким защитником этой точки зрения является Чэпман (1954а, 1954б, 1962). Выводя сифонокладовые, включая кладофоровые, из улотриксовых предков, Чэпман не приводит положительных аргументов, а доказывает это, опровергая доводы Эубанк-Егерод: сифонокладовые не могут, по Чэпману, произойти от *Chlorococcales*, так как *Chlorococcales*, включая *Protosiphon*, — пресноводные организмы, в то время как *Siphonocladales* — морские. С другой стороны, используя данные о том, что *Valonia utricularis* — диплоидный организм, а *Protosiphon* — гаплоидный, Чэпман считает, что, если бы они были связаны эволюционно, то между ними должна была бы существовать серия переходных форм, из которых одна или несколько могли бы сохраниться в настоящее время. (Виды *Valonia* наиболее просто организованные среди *Siphonocladales*, слоевище их состоит из одного или нескольких пузырей и наиболее легко выводится из организмов, построенных по типу *Protosiphon*). Отсутствие таких переходных форм свидетельствует, по Чэпману, об отсутствии между ними эволюционной связи. Кроме того, жизненный цикл *Valonia*, насколько он был известен, Чэпман сравнивает с тем, что имеется у наиболее продвинутых зеленых, каковыми он считает *Siphonales*, поэтому *Valoniaceae* не может быть наиболее примитивным семейством в группе сифонокладовых. Далее, Чэпман, исходя из положения Фельдмана (Feldmann, 1952) о том, что жизненный цикл, состоящий из регулярной смены гаметофита и спорофита, является более примитивным по сравнению с диплофазным, принимает, что *Cladophoraceae* — наиболее примитивная группа *Siphonocladales*, в то время как *Valoniaceae* представляет конечную стадию редукции способности образовывать перегородки в пределах порядка. Исходя из вышесказанного, Чэпман (1962) строит свою филогенетическую схему (рис. 1). Очень похожую схему предлагает Низамаддин (Nizamuddin, 1964), который также рассматривает *Siphonales* и *Siphonocladales* как результат редукции форм, подобных *Cladophorales*.

Ни одна из высказанных в литературе гипотез о происхождении и эволюции водорослей сифонового комплекса не может быть принята без изменений. Во-первых, мы отрицаем какую бы то ни было эволюционную связь этих водорослей, в частности *Cladophoraceae* с улотриксовыми водорослями. Хотя в морфологии кладофоровых можно найти аналогии с представителями улотриксовых (однорядная нить *Rhizoclonium*, *Chaetomor-*

3*

pha и такая же нить *Ulothrix*, *Urospora*, или *Acrosiphonia* и *Cladophora*), они являются всего лишь аналогиями и отражают явление параллелизма в эволюции. Все принципиальные признаки, свидетельствующие о родстве *Cladophoraceae* с *Siphonocladales*, в то же самое время свидетельствуют о принципиальных отличиях их от остальных зеленых водорослей и, в частности, *Ulotrichales*. Принципиально отличаются структура и химизм клеточных оболочек, хлоропласт (у сифонокладовых он состоит из соединенных между собой отдельностей, тогда как у улотриксовых — цельная пластинка). Сифонокладовые — многоядерные ценоцитные организмы, у которых деление ядра и плазмы не синхронизированы. Улотриксовые — в основном одноядерные организмы, у которых фрагмопласт формируется в плоскости, перпендикулярной плоскости веретена. И хотя среди них встречаются многоядерные водоросли, как, например, *Acrosiphonia*, *Urospora*, деление ядра и плазмы у них синхронизированы, так же как у одноядерных. У тех и других водорослей принципиально иной способ клеточного деления. Если встать на точку зрения Чэпмана и выстроить в один ряд улотриксовые и сифонокладовые водоросли, то получится мало вероятный и неоправданный эволюционный путь: утрата истинной клеточности у довольно продвинутых многоклеточных форм типа *Ulothrix* и образование ценоцитных септированных форм с полной заменой способа клеточного деления и затем еще раз утрата способности к делению при образовании сифонных водорослей. Кроме того, наличие в раннем онтогенезе у сифонокладовых, включая кладофоровые, сифонной структуры — важный признак, не только отличающий их от улотриксовых, но свидетельствующий о разном происхождении тех и других водорослей (у улотриксовых при прорастании образуется прямостоячая или стелющаяся нить, которая очень рано становится многоклеточной).

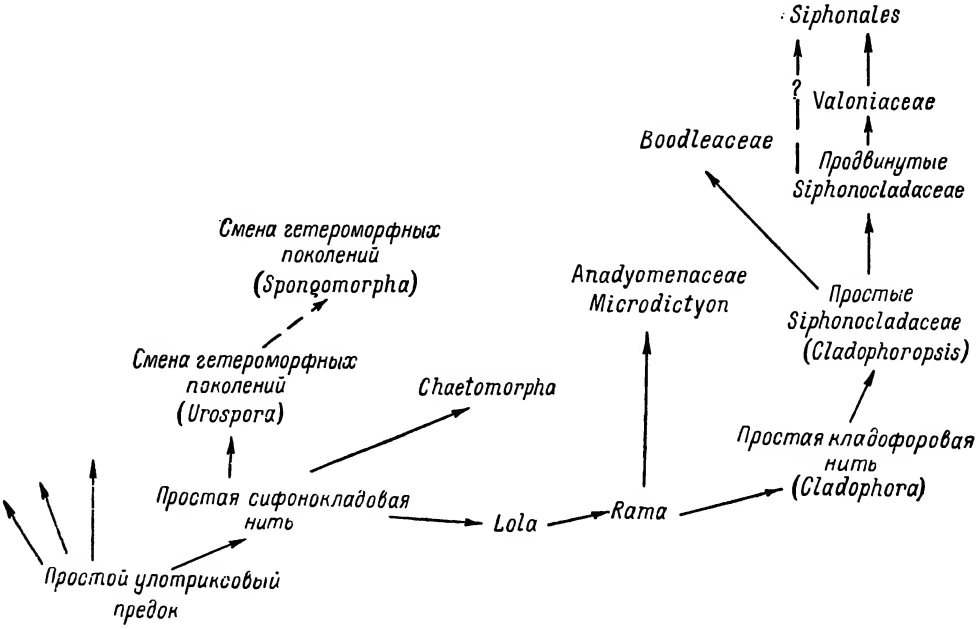

Siphonales
?
Valoniaceae
Boodleaceae
Продвинутые Siphonocladaceae
Смена гетероморфных поколений (Spongomorpha)
Anadyomenaceae Microdictyon
Простые Siphonocladaceae (Cladophoropsis)
Смена гетероморфных поколений (Urospora)
Chaetomorpha
Простая кладофоровая нить (Cladophora)
Простая сифонокладовая нить
Lola
Rama
Простой улотриксовый предок

Рис. 1. Схема филогенеза порядка *Siphonocladales* по Чэпману.

Переход от одноядерного состояния к многоядерному можно наблюдать среди одноклеточных зеленых водорослей. В порядке *Chlorococcales* имеется целый ряд представителей полиэнергидной организации (сем. *Chlorococcaceae*, *Hydrodictyaceae*, *Follicularia*, *Protosiphon*). Многоядерное состояние достигается у них в результате деления ядра без деления цитоплазмы. Поэтому нет оснований считать полиэнергидную структуру сифоновых водорослей результатом вторичной утраты клеточной структуры. О том, что у сифоновых водорослей мы имеем дело с плазмодием, т. е. первично неклеточной многоядерной плазматической массой, свидетельствует появление клеточных перегородок только на поздних стадиях онтогенеза и у наиболее продвинутых форм и отсутствие их в раннем онтогенезе.

Поскольку у зеленых водорослей способ изменения онтогенеза в процессе эволюции организмов путем надставок или анаболий является широко распространенным (это можно проследить и в группе сифоновых водорослей, у которых ранние стадии роста высоко организованных форм сходны с примитивными представителями), то здесь мы несомненно должны столкнуться с явлением рекапитуляции. Поэтому можно утверждать, что отсутствие клеточных перегородок в процессе онтогенеза у всех сифоновых есть свидетельство первичности неклеточной структуры. Происходившее при образовании плазмодиальных форм сифоновых увеличение размеров тела не противоречит их первичности, так как является вполне биологически допустимым у стелющихся форм при питании посредством фотосинтеза. Однако с увеличением размеров тела возникает необходимость разделения одной клетки, так как в ней затрудняется сохранение целостности. У сифоновых перегородки в форме своеобразных пробок появляются у высоко организованных форм с дифференцированными гаметангиями, отделяя их от остального слоевища, или в вегетативных частях. Таким образом, логичнее выводить сифоновые водоросли непосредственно от одноклеточных предков. Однако неправильно видеть предков сифоновых среди современных *Chlorococcales*, и в частности в *Protosiphon*, к которому обращаются многие альгологи. Многоядерная структура современных хлорококковых водорослей — *Protosiphon*, *Follicularia* и др. и сходство их по ряду признаков с сифоновыми свидетельствуют скорее всего о том, что переход к многоядерному состоянию среди зеленых водорослей мог совершаться многократно и независимо, а не о непосредственном родстве сифоновых и хлорококковых. Шусcниг (1960) также высказывает мысль о полифилетическом происхождении полиэнергидного клеточного типа среди *Protophyta* и *Tallophyta*. Сифоновые водоросли — очень древняя группа, приуроченная к тропическим и субтропическим морям, представители же *Chlorococcales* — пресноводные и наземные организмы, связанные с более специфическими условиями существования. Вполне вероятно, что хлорококковые водоросли более позднего происхождения. Поэтому Чэпман, выставляя свои аргументы против первичности сифоновых прав только в том, что их нельзя производить непосредственно от современных хлорококковых водорослей, однако они несомненно произошли от каких-то морских одноклеточных форм, в настоящее время вымерших. Эволюция в группе сифоновых (*Siphonales*) пошла по пути дифференциации клеток плазмодиальной структуры и образования псевдопаренхимных форм.

Группа сифонокладовых водорослей, по-видимому, берет начало от какого-то общего с *Siphonales* предка, уже обладающего сифонной полиэнергидной структурой. Для всех *Siphonocladales* характерно наличие сифонной структуры в онтогенезе. У некоторых видов *Valonia* сифонная структура сохраняется в течение всего онтогенеза. Хлоропласт сифонокладовых следует рассматривать как производный от хлоропласта *Siphonales* в результате объединения множества отдельных хлоропластов (по нашим наблюдениям, споры *Cladophora* содержали несколько отдельных хлоропластов, что является отражением исходной структуры). И, наконец, сифонокладовые, так же как и сифоновые, приурочены к тропическим и субтропическим морям, что может дополнительно свидетельствовать об общности происхождения этих групп.

Однако современные *Siphonales* и *Siphonocladales* — две самостоятельные, достаточно хорошо очерченные эволюционные линии. Отличие их заключается в строении хлоропласта, наличии у ряда сифоновых дифференцированных органов размножения, а также некоторых специфических пигментов. Эти различия достаточны для того, чтобы современные формы тех и других относить к самостоятельным порядкам, но они не настолько принципиальны, чтобы считать их отдельными классами. Такая точка зрения высказывается, например, в «Определителе пресноводных водорослей СССР» (Голлербах и Полянский, 1951). Если подробнее присмотреться к признакам различия, то мы увидим следующее: хлоропласт сифонокладовых нетрудно вывести из хлоропласта сифоновых; дифференцированные органы размножения имеются не у всех сифоновых: недавними работами обнаружено, что из двух специфических для сифоновых пигментов — сифонеина и сифоноксантина, у сифонокладовых имеется сифоноксантин (Kleinig, 1969).

Таким образом, если считать, что сифонокладовые имеют сифонового предка, то *Valonia* следует считать наиболее примитивным родом *Siphonocladales* из сохранившихся в настоящее время. Наиболее просто организованный вид *Valonia* — *V. ventricosa* состоит из одного пузыря. Чэпман считает *Valoniaceae* наиболее высоко организованной группой на том основании, что *V. utricularis* имеет диплофазный цикл с мейозом при гаметогенезе. Как уже упоминалось, доводы Чэпмана снимаются недавними данными о том, что у *Valonia* имеется изоморфная смена форм развития (Chichara, 1959), с одной стороны, и *Cladophora* отмечается наряду с изоморфной сменой форм развития циплофазный цикл, при котором мейоз происходит при гаметогенезе, с другой.

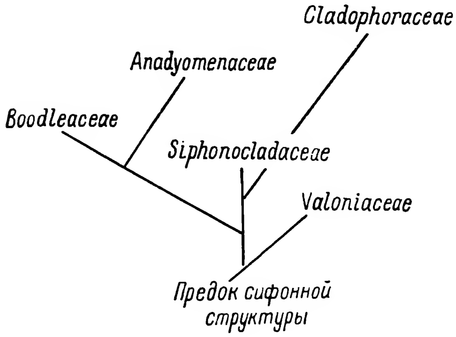


Рис. 2. Схема филогенеза порядка *Siphonocladales* (данные автора).

Нам представляется логичнее считать наиболее высоко организованной группой *Siphonocladales* сем. *Cladophoraceae*. Клеточное деление, свойственное *Cladophoraceae*, представляет крайний случай сегрегативного и более позднего образования (Schussnig, 1960). При сегрегативном делении, когда деление клетки не сопровождается делением ядра, наиболее примитивным будет беспорядочное деление с образованием фрагментов разной величины и формы, что можно наблюдать у *Valonia* и *Dictyosphaeria*; более упорядоченная форма слоевища, свойственная сем. *Anadyomenaceae* и *Cladophoraceae*, является вторичным образованием. В этом случае однорядная нить *Chaetomorpha* (у *Rhizoclonium* еще имеются остатки ветвления) представляет наиболее специализированную в пределах группы морфологическую структуру. У *Cladophoraceae*, так же как у *Microdictyon* и *Boodlea*, споры и гаметы освобождаются через одну пору, тогда как у *Valonia*, *Dictyosphaeria*, *Siphonocladus* и других — через несколько. Большее по сравнению с другими членами *Siphonocladales* видовое разнообразие *Cladophora*, причем наличие большого числа близких плохо различимых видов, широкое географическое распространение их от тропиков до Арктики, широкий экологический диапазон (*Cladophoraceae* обитают как в морских, так и в пресных водах) — все это в какой-то мере свидетельствует о сравнительном расцвете рода и всего семейства по сравнению с другими, более древними, представителями *Siphonocladales*. Считая, что хлоропласт сифонокладовых берет начало от множественных отдельных хлоропластов, следует рассматривать хлоропласт *Valonia*, в котором хорошо различимые отдельности связаны узкими длинными тяжами, более примитивным, чем у *Cladophoraceae*, где соединение их заходит так далеко, что границы между отдельными фрагментами становятся различимы с большим трудом.

Таким образом, родственные связи сифонокладовых следует искать внутри водорослей сифонового комплекса. От каких-то примитивных предков, имеющих сифонную структуру, образуются организмы, имеющие структуру, сходную с современными *Valonia* и *Dictyosphaeria*. В пределах порядка эволюция шла в направлении упорядочения морфологической структуры и образования нитчатых форм, что представлено на схеме филогенеза порядка *Siphonocladales* (рис. 2).

ЛИТЕРАТУРА

Голлербах М. М. и В. И. Полянский. (1951). Определитель пресноводных водорослей СССР. 1. Общая часть. — Bourrelly P. (1966). Les algues d'eau douce. I. Les algues vertes. — Chadefaud M. (1941). Les pyrénoides des algues et l'existence chez ces végétaux d'un appareil cinétique intraplastidial. Ann. Sci. Nat. Bot. France, 11, 2. — Chapman V. J. (1954a). The *Siphonocladales*. Bull. Torrey Bot. Club, 81, 1. — Chapman V. J. (1954б). The classification of the *Ulvales* and *Siphonocladales*. VIII Congres Intern. de Bot. Paris, 1954, sect. 17. — Chapman V. J. (1962). The algae. — Chichara M. (1955). Studies of the life history of the green algae in the warm seas around Japan. 3. On the life history of *Boodlea coacta* (Dickie) Murray et De Toni. J. Japan. Bot., 30. — Chichara M. (1959). Studies of the life history of the green algae in the warm seas around Japan. 9. Supplementary note on the life history of *Valonia macrophysa* Kütz. J. Japan. Bot., 34, 9. — Eubank-Egerod L. (1952). An analysis of the siphonous *Chlorophycophyta*. Univ. Calif. Publ. Bot., 25, 5. — Feldmann J. (1938). Sur la classification de l'ordre des *Siphonocladales*. Rev. Gen. Bot., 50. — Feldmann J. (1952). Les cycles de reproduction des Algues et leurs rapports avec la phylogénie. Rev. Cyt. et Biol. végét., 13. — Fott B. (1971). Algenkunde. — Fritsch F. E. (1947). The status of the *Siphonocladales*. J. Ind. Bot. Soc. M. O. P. Iengar Commem., 26. — Fritsch F. E. (1956). The structure and reproduction of the algae, I. — Jónsson S. (1962). Recherches sur des Cladophoracées marines. Structure, reproduction, cycles comparés, conséquences systématique. Thése de Doctorat, Paris, Ann. Sci. Nat., Bot., 12 série, 3 — Jónsson S. (1965). La validité et la délimitation de l'ordre des *Siphonocladales*. Travaux dédiés á Lucien Plantefol. — Iengar M. O. P. (1938). On the structure and life history of *Pseudovalonia forbesii* (Harv.) Iengar (*Valonia forbesii* Harv.), preliminary note. J. Ind. Bot. Soc., 17. — Kleinig H. (1969). Carotenoides of siphonous green algae: a chemotaxonomical study. J. Phycol., 5, 4. — Nizamuddin M. (1964). Phylogenetic position of *Siphonocladales*. Trans. Amer. Micros. Soc., 83, 3. — Papenfuss G. F. (1951). Problems in the classification of the marine algae. Sv. Bot. Tidskr., 45, 1. — Papenfuss G. F. (1955). Classification of the algae. A century of progress in the natural sciences, 1853—1953. — Perrot Y. (1968). Sur l'existence d'une division ségrégative chez le *Cladophora pellucida* (Huds.) Kütz. C. R. Acad. Sci. Paris, série D, 266. — Schechner-Fries M. (1934). Der Phasenwechsel von *Valonia utricularis* (Roth) Ag. Oesterr. Bot. Zeitschr., 83. — Schussnig B. (1938). Der Kernphasenwechsel von *Valonia utricularis* (Roth) Ag. Planta, 28. — Schussnig B. (1960). Handbuch der Protophytenkunde. II. — Smith G. M. (1938). Cryptogamic botany. I. Algae and fungi.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 29 XII 1971).

SUMMARY

The problems of the span of the order *Siphonocladales* are discussed as well as its affinities with other groups of green algae and phylogenetic relationship within this order. The author proves the necessity of the inclusion of the family *Cladophoraceae* into the order *Siphonocladales*, denies affinities of the *Siphonocladales* with ulotrichaceos algae and believes that the algae of the order *Siphonocladales* originate from a common ancestor with the *Siphonales*. That derives in its turn from one-cellular marine forms extinct in the present time. Within the order *Siphonocladales* the evolution went in direction of regulating of the morphological structure. The author believes that the most primitive organisms are *Valonia* and *Dictyosphaeria* but most highly organised are the representatives of the family *Cladophoraceae*.

УДК 581.331.2 : 582.835. 2 : 551.342 (119) (471.2)

В. В. Культина и Е. А. Спиридонова

НАХОДКИ ПЫЛЬЦЫ РОДА *HELIANTHEMUM* MILL. В МЕЖСТАДИАЛЬНЫХ ОТЛОЖЕНИЯХ ВАЛДАЙСКОГО ОЛЕДЕНЕНИЯ НА СЕВЕРО-ЗАПАДЕ РУССКОЙ РАВНИНЫ

С 3 рисунками и 2 таблицами рисунков

V. V. KULTINA AND E. A. SPIRIDONOVA. FOSSIL RECORDS OF POLLEN OF THE GENUS *HELIANTHEMUM* MILL. IN INTERSTADIAL DEPOSITS OF VALDAJ GLACIER IN THE NORTH-WEST OF THE RUSSIAN PLAIN

В статье приведены данные о находках пыльцы рода *Helianthemum* в разновозрастных межстадиальных отложениях Валдайского оледенения на северо-западе Русской равнины. Впервые авторами определена и описана в отложениях мстинского межстадиала пыльца *H. alpestre* (Tacq.) DC., а в отложениях аллерёда и среднего дриаса — пыльца *H. hirsutum* (Thuil.) Mérat. Пыльцевые зерна рода *Helianthemum*, определенные до вида, документированы микрофотографиями при увеличении 1000. Дана подробная характеристика спорово-пыльцевых спектров исследованных отложений.

В результате развития палинологического метода появился целый ряд работ по межледниковым, ледниковым, а в последнее время и межстадиальным флорам. Однако и сейчас представления о составе флоры и растительности межстадиалов очень неполные. Трудности, возникающие при изучении растительности межстадиалов, связаны, по-видимому, в первую очередь с неоднородностью и пестротой самих растительных группировок прошлого. В связи с этим становится понятным, какое большое значение приобретают видовые определения пыльцы и спор.

Естественно, что более полная информация о растительных сообществах прошлого может быть получена по таким видам растений, которые имеют наиболее узкую амплитуду экологической приспособляемости. В этом смысле, по мнению ряда исследователей (Proctor, 1958; Proctor a. Lambert, 1961), показательны различные виды рода *Helianthemum* Mill.

Чаще всего находки пыльцы этого рода связаны с позднеледниковыми отложениями последнего оледенения (Iversen, 1944; Erdtman, 1949; Proctor, 1958; Proctor a. Lambert, 1961; Jarai-Komlodi, 1968). Однако пыльца *Helianthemum* отмечается единично и в межледниковых отложениях более раннего возраста (Watts, 1959; Ананова, 1965; Ананова и Культина, 1965).

На северо-западе Русской равнины в межстадиальных, а иногда и стадиальных отложениях Валдайского оледенения пыльца *Helianthemum* встречается довольно часто, однако участие этого рода в спектрах различного состава и возраста неодинаково.

Изучение морфологии пыльцы современных видов *Helianthemum* (Культина, 1970) показало, что степень вариации морфологических признаков в рамках отдельных видов небольшая. В связи с этим видовые определения ископаемой пыльцы рода *Helianthemum* должны основываться не на отдельных признаках, а на их комплексе, характерном для пыльцы того или иного вида. Такими диагностическими признаками для пыльцы рода *Helianthemum* являются: форма и размеры пыльцевых зерен, отношение P/E,[1] форма и размеры ор и длина борозд, форма мезокольпиума (широкоили узкоэллиптический, ромбовидный и т. д.), а также характер скульптуры экзины.

---

[1] P/E характеризует соотношение полярной оси (P) и экваториального диаметра (E).

Отмеченные выше диагностические признаки отчетливо прослеживаются и на фоссильной пыльце хорошей сохранности. Вместе с тем удалось установить, что фоссильная пыльца после обработки ацетолизным методом несколько увеличивается в размерах. Это увеличение составляет 10—15% от размера зерен, обработанных щелочью. В связи с тем, что идентификация фоссильной и рецентной пыльцы может быть достигнута с большей степенью достоверности лишь при условии обработки ископаемой и рецентной пыльцы одним и тем же методом, образцы, в спектрах которых отмечена пыльца *Helianthemum*, обрабатывались одинаково ацетолизной смесью в течение 1.5 минут.

Ископаемый материал по изучаемым разрезам обязательно сравнивался с эталонными препаратами рецентной пыльцы 16 видов этого рода, произрастающих в настоящее время на территории Союза ССР.

Видовые определения пыльцы *Helianthemum* производились на материале, полученном из отложений скважины 11 у г. Великие Луки, из обнажения на левом берегу р. Ловати у бывшей дер. Леоново и из шурфа и скважины на берегу оз. Усвяты в Псковской области.

Интересны материалы по скважине 11, пробуренной СЗГУ в 1960 г. Здесь в межморенной толще, представленной однородными глинами на глубинах от 64.0 м до 69.0 м в палинологических спектрах отложений мстинского межстадиала (рис. 1), пыльца рода *Helianthemum* составляет 1—2% в двух нижних образцах, а выше по разрезу достигает 10—12% от суммы пыльцы травянистых растений или 4—8% от суммы всех подсчитанных зерен. По палинологическим данным, изученная толща довольно однородна. Все образцы, за исключением двух нижних, где часть пыльцы находится во вторичном залегании, содержат большое количество пыльцы и других растительных остатков очень хорошей сохранности. Часто встречаются водоросли рода *Pediastrum*.

С глубины 68.5 м и до 65.30 м в общем составе всех спорово-пыльцевых спектров господствует пыльца травянистых растений, тогда как участие других компонентов незначительно. Пыльца древесных пород составляет всего 10—30%, чаще преобладает пыльца берез, в основном *Betula* sect. *Fruticosae* и *Betula* sect. *Nanae*, довольно много сосны, хотя пыльца ее более мелких размеров, чем обычно, с очень тонкой экзиной, что чаще всего наблюдается на границе ареала. Пыльца других древесных пород присутствует единично. Среди пыльцы травянистых растений доминирует пыльца полыней, составляющая 80—90%, и пыльца маревых. Постоянно в небольшом количестве встречается пыльца представителей семейств *Cyperaceae*, *Cruciferae*, *Ericaceae*, а также родов *Polemonium* и *Myriophyllum*.

Почти в каждом образце определена пыльца *Ephedra distachya* L. Споры мхов и папоротников составляют всего 8—10%, причем преобладают споры зеленых мхов. Спорадически присутствуют *Botrychium* sp. и *Selaginella selaginoides* (L.) Link.

Начиная с глубины 65.3 м и выше характер спорово-пыльцевых спектров несколько меняется. В общем составе возрастает участие пыльцы древесных пород, в первую очередь сосны, количество пыльцы травянистых растений и спор сокращается. В верхних образцах среди пыльцы травянистых растений заметно увеличивается участие осоковых.

Определение пыльцы *Helianthemum* до вида производилось из образцов, взятых с глубины 64.30, 65.75 и 66.70 м. Результаты морфометрических измерений приведены в таблице.

По совокупности морфологических признаков фоссильные пыльцевые зерна могут быть идентифицированы с пыльцой современного вида *Helianthemum alpestre* (Jacq.) DC.

Пыльца рода *Helianthemum* обнаружена также в более молодых послекрестецких образованиях Валдайского оледенения в обнажении на левом берегу р. Ловати у дер. Леоново (рис. 2). С палеоботанической точки зрения это обнажение неоднократно изучалось начиная с 1934 г. сначала

Результаты морфометрических измерений ископаемой пыльцы *Helianthemum alpestre* (Jacq.) DC. (размеры в микронах)

Показатели	Метод обработки пыльцы							
	ацетолизная						щелочная	
	скв. 11, 64.30 м, глина	скв. 11, 66.70 м, глина	скв. 11, 66.70 м, глина	скв. 11, 66.70 м, глина	скв. 11, 66.70 м, глина	скв. 11, 66.70 м, глина	скв. 11, 66.75 м, глина	скв. 1, у дер. Леоново, гл. 5.1 м
	Лабораторный номер препарата							
	67	68	69	73	75	76	77	80
Полярная ось (P) . . .	47.2	44.5	44.1	44.1	51.9	44.9	34.2	40.2
Экваториальный диаметр (E)	32.1	29.6	28.6	25.4	30.2	29.4	22.5	28.8
P/E	1.47	1.50	1.54	1.53	1.70	1.55	1.51	1.41
Размер оры (P×E) . .	5.5× ×5.7	3.1× ×3.1	4.4× ×4.4	4.2× ×4.2	5.0× ×5.0	6.9× ×4.4	2.9× ×2.5	Продольно вытянутая, неясно выраженная
Ширина борозды . . .	Щ[1]	Щ	0.8—1.0	Ш	Щ	Щ	Щ	Щ
Толщина экзины . . .	$\frac{1.7}{2.1}$	$\frac{2.1}{2.1}$	$\frac{1.5}{1.5}$	$\frac{1.5}{1.5}$	$\frac{1.9}{2.1}$	$\frac{1.5}{1.8}$	$\frac{1.5}{1.9}$	$\frac{1.6}{1.6}$
Апокольпиум	8.8	10.0	8.7	10	11.0	9.0	7.2	8.8

К. И. Солоневичем (1938 г.), а затем Р. Ф. Федоровой и Т. Д. Колесниковой. Материалы последних двух исследований в полном объеме не опубликованы.

В палинологических спектрах на глубине 5.1 м отмечена пыльца рода *Helianthemum* (не более 5% от NAP). Обнаруженные формы часто смяты, несколько уплощены, апертуры выражены неотчетливо, в связи с чем определение до вида затруднительно. Тем не менее эти пыльцевые зерна по своим морфологическим признакам отличны от пыльцевых зерен, определенных из отложений скв. 1 у г. Великие Луки и больше тяготеют к *H. nummularium* (L.) Dunal. (Табл. II, *10*).

Самыми южными разрезами позднеледниковых отложений, в образцах которых производились видовые определения пыльцы рода *Helianthemum*, являются шурф и скважина, заложенные на берегу оз. Усвяты в пределах древнего городища (рис. 3). Верхняя часть разреза изучалась Е. А. Спиридоновой еще ранее в связи с археологическими раскопками (Долуханов, Микляев, 1967), тогда как нижняя часть исследованного разреза, начиная с глубины 1.7 м, была пройдена скважиной, пробуренной в 1967 г. Х. А. Арслановым и Д. Б. Малаховским. По палинологическим данным, вся изученная позднеледниковая толща четко подразделяется на 3 спорово-пыльцевых комплекса.

I комплекс характеризует отложения аллерёда и выделяется на глубине от 1.5 до 2.0 м. Здесь в общем составе спорово-пыльцевых спектров господствует пыльца древесных пород, хотя участие трав и спор довольно значительно. Среди древесных постоянно преобладает ель, довольно много сосны, пыльца других пород содержится в меньшем количестве. Из берез доминирует кустарниковая и кустарничковая формы, хотя значительно участие *Betula* sect. *Albae*. Постоянно присутствие пыльцы широколиственных пород — *Ulmus*, *Quercus*, *Tilia* — до 3—5% и *Corylus* до 10%. Единично определена пыльца рода *Salix*, а в конце интервала обнаружена пыльца *Hippophae rhamnoides* L. Т. Д. Колесниковой с глубины 1.7 м определена *Picea abies* L. по целой шишке.

Разнообразен состав травянистых растений, где, кроме полыней, в спектрах постоянно присутствует пыльца злаков, маревых и осок. Из разно-

---

[1] Щелевидная.

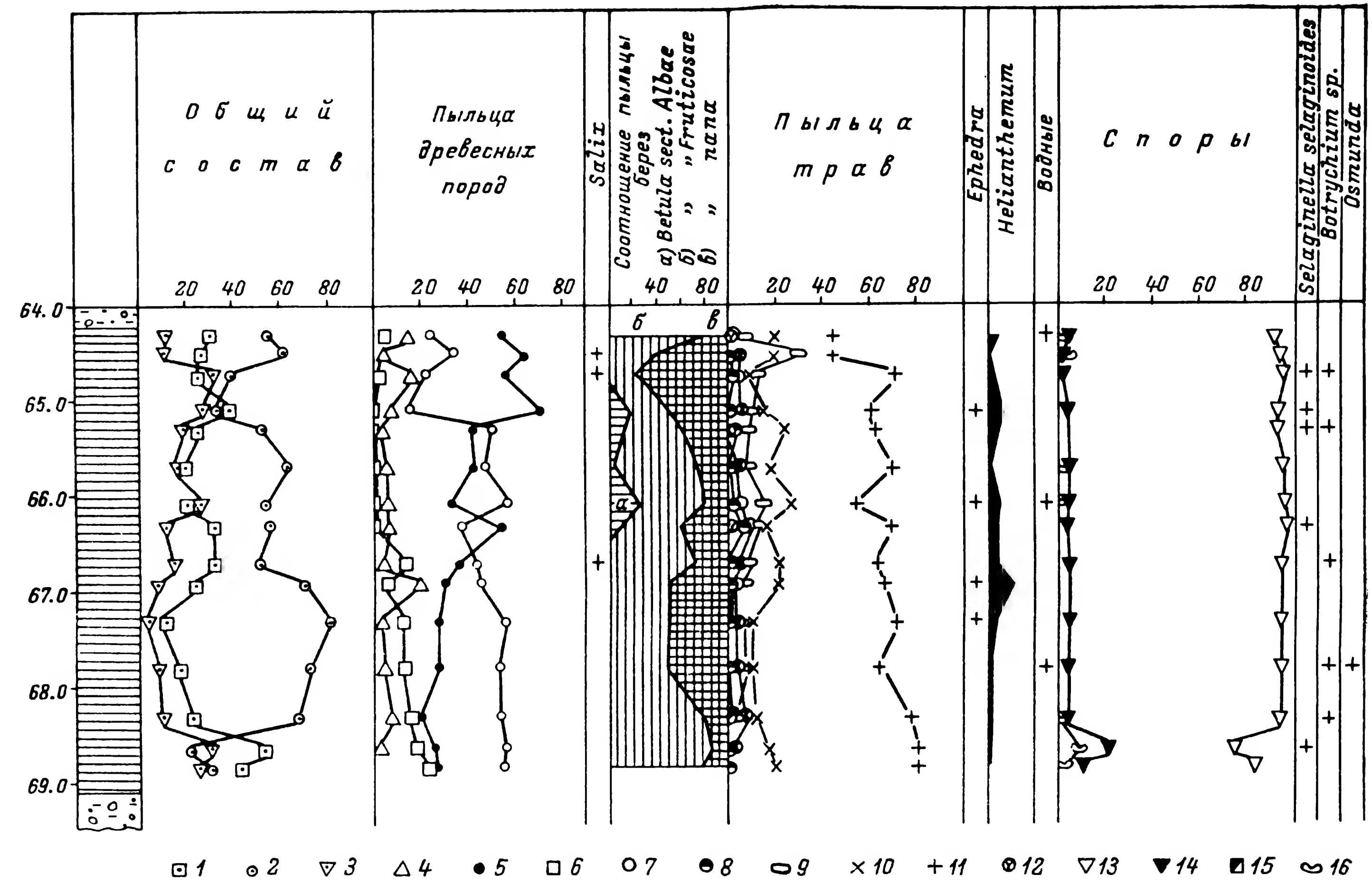


Рис. 1. Спорово-пыльцевая диаграмма скважины 11.

Обозначения к спорово-пыльцевым диаграммам рис. 1—3:

1 — пыльца древесных пород и кустарников, *2* — пыльца травяно-кустарничковых растений, *3* — споры, *4* — ель, *5* — сосна, *6* — ольха, *7* — береза, *8* — злаковые, *9* — осоковые, *10* — маревые, *11* — полыни, *12* — вересковые, *13* — зеленые мхи, *14* — сфагновые мхи, *15* — плауны, *16* — папоротники.

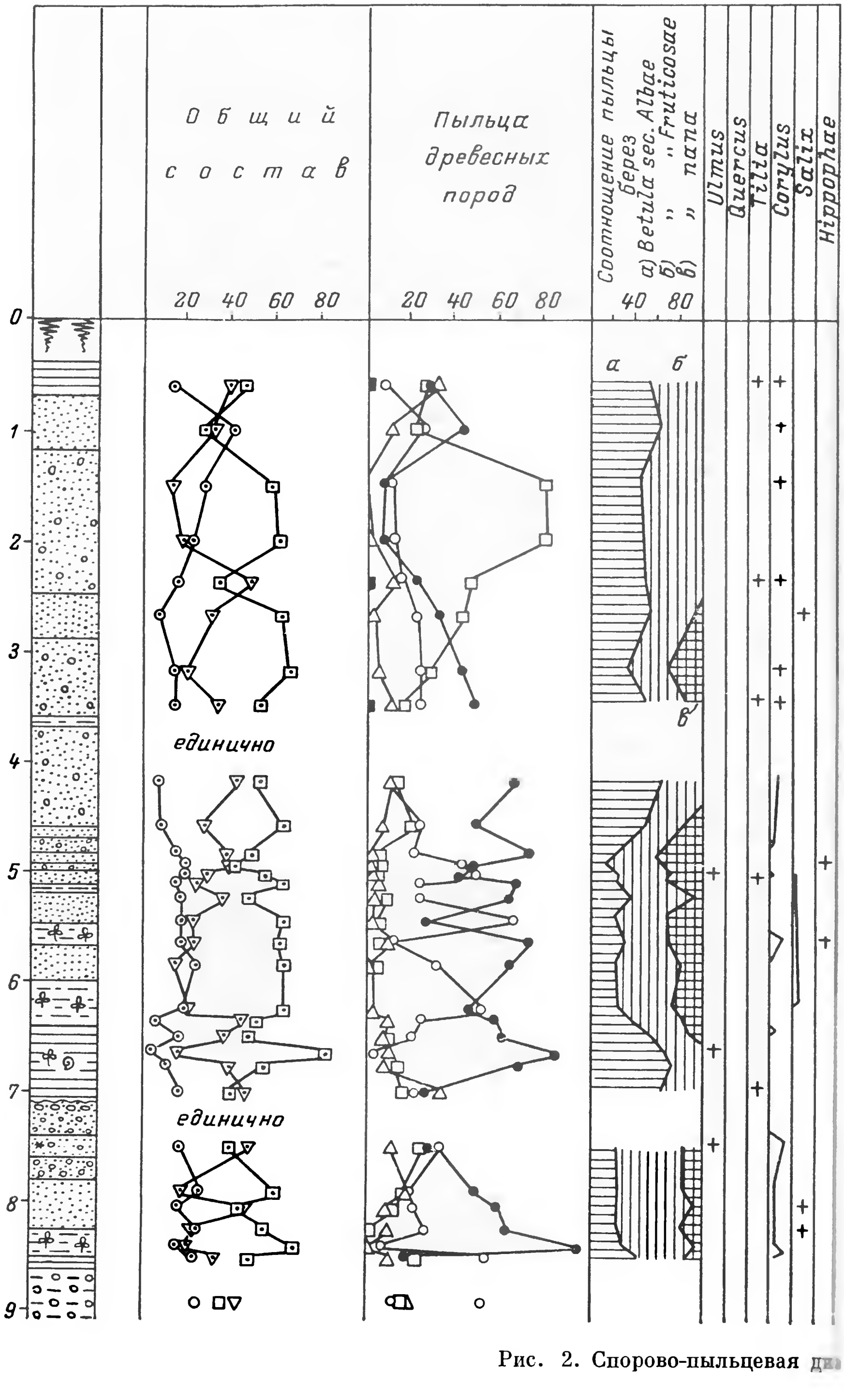
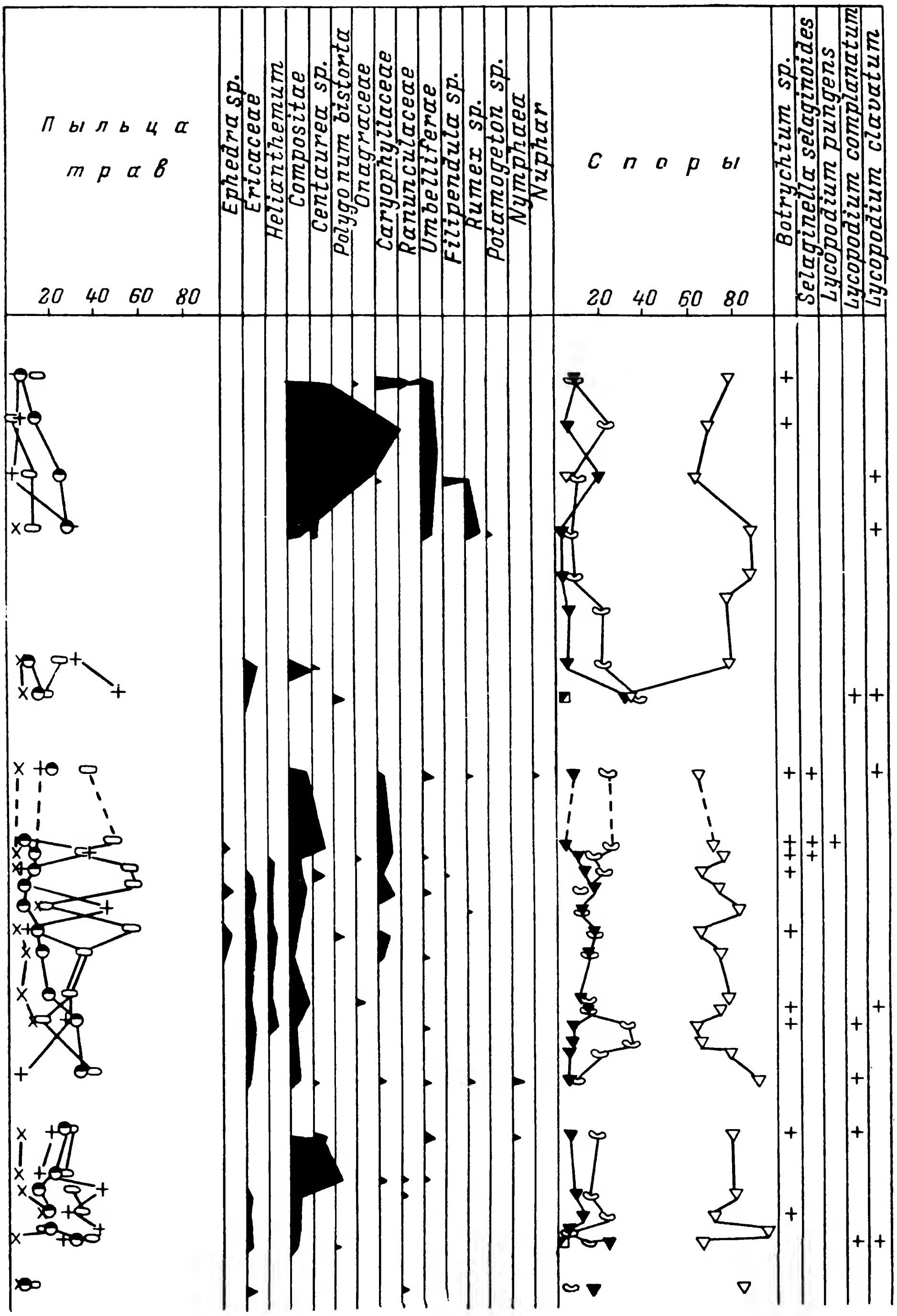


Рис. 2. Спорово-пыльцевая ди



грамма разреза у бывш. дер. Леоново.

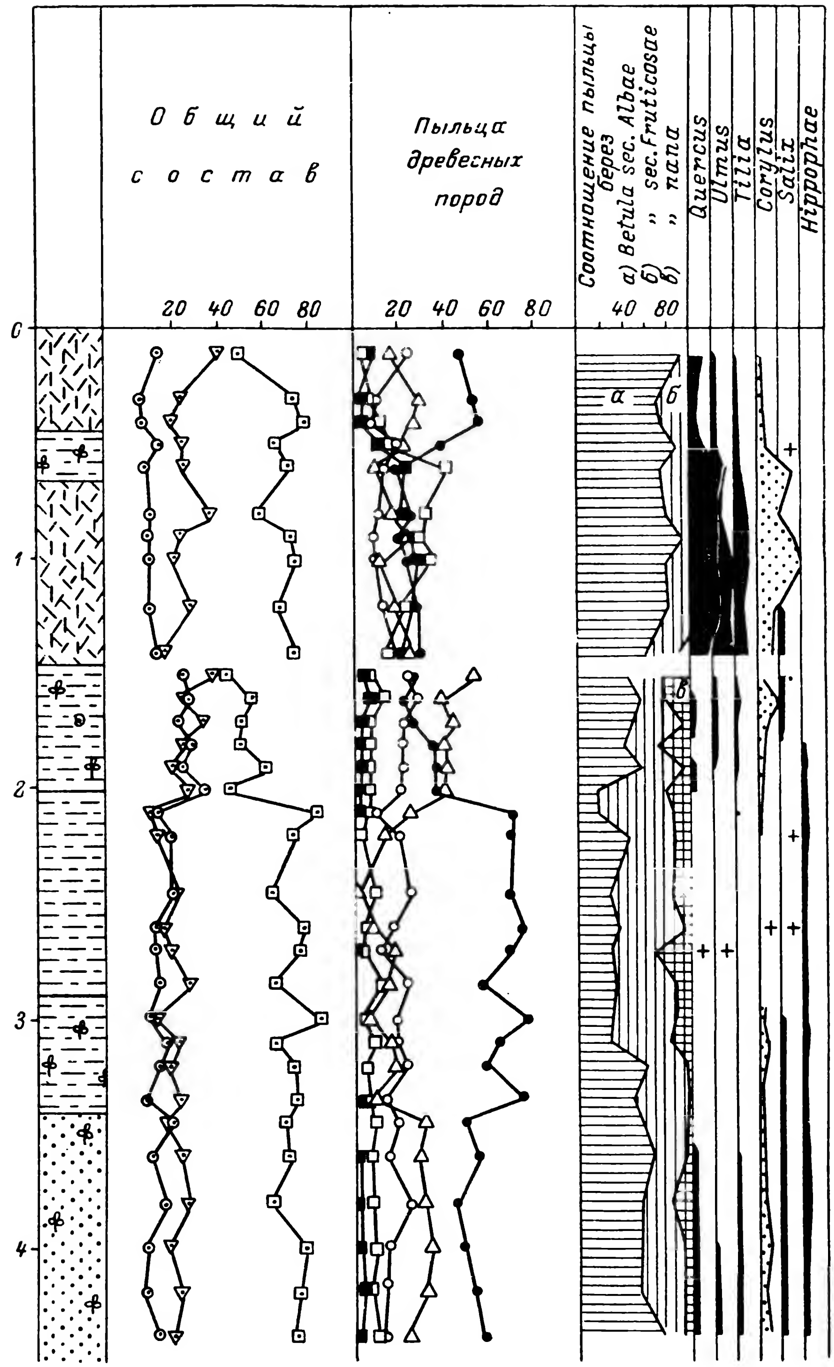
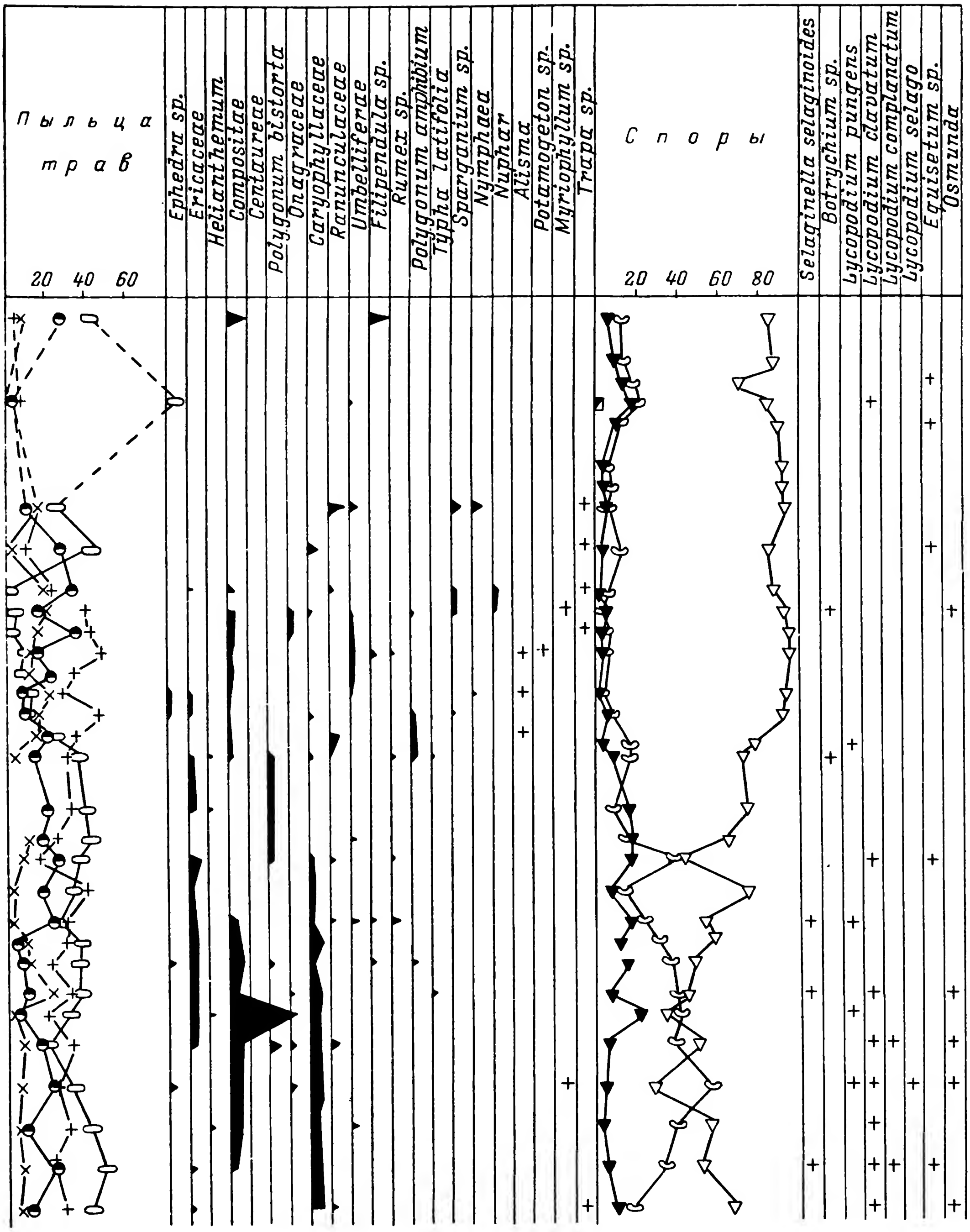


Рис. 3. Спорово-пыльцевая



грамма разреза у пос. Усвяты.

травья чаще других встречались различные виды сложноцветных и зонтичных, тогда как гвоздичные и лютиковые обнаружены единично. Пыльца водных и прибрежноводных растений представлена: *Typha latifolia* L., *Myriophyllum* sp., *Alisma* sp., *Potamogeton* sp., *Sparganium* sp., *Polygonum amphibium* L., *Nymphaea* sp., *Nuphar* sp., *Trapa natans* L. Т. Д. Колесниковой определены семена *Potamogeton filiformis* Pers. Из споровых во всех спектрах преобладают зеленые мхи. На глубине 1.65 м обнаружена пыльца *H. nummularium*.

Образование II спорово-пыльцевого комплекса связано со временем среднего дриаса и прослеживается на глубине от 2.0 до 2.4 м. Здесь количественное соотношение отдельных древесных пород меняется, хотя в общем составе значение последних по-прежнему велико, что отличает данный разрез от более северных. Так, содержание пыльцы ели в спектрах становится незначительным, тогда как роль сосны и кустарниковой березы заметно возрастает. В каждом образце 3—4% от суммы пыльцы древесных пород составляет пыльца *Hippophae rhamnoides*, столь характерная для позднеледниковья Западной Европы и почти неизвестная на Северо-Западе. Состав травянистых растений также меняется — возрастает количество пыльцы сем. *Ericaceae* типа *Calluna* (4—5%) и рода *Helianthemum*. Т. Д. Колесниковой на глубине 2.15—2.40 м определена мегаспора *Selaginella selaginoides*.

Пыльца рода *Helianthemum*, встреченная в этом интервале, принадлежит двум видам — *H. hirsutum* и *H. nummularium*, причем господствует последний вид, тогда как *H. hirsutum* отмечен единично.

III спорово-пыльцевой комплекс выделяется с глубины 3.4 м и ниже. Здесь снова, как и в I спорово-пыльцевом комплексе, среди пыльцы древесных пород заметно возрастает участие ели, велика и роль сосны. Среди пыльцы берез преобладает *Betula* sect. *Albae*. Пыльца *Hippophae rhamnoides* отмечена в том же количестве, что и в предыдущем интервале. Видовой состав травянистых растений здесь также достаточно богат, постоянно, кроме осок, полыней, злаков и маревых, присутствует пыльца различных видов сложноцветных, гвоздичных. Единично отмечена пыльца *Ephedra* и *Helianthemum*, а также прибрежноводных растений *Myriophyllum* sp. и *Trapa* sp. Из спор попеременно господствуют зеленые мхи и папоротники. Описанный спорово-пыльцевой комплекс характеризует отложения переходного этапа от среднего дриаса к аллерёду.

Видовые определения пыльцы *Helianthemum* производились с глубин 1.65 и 2.3 м. Описание пыльцы установленных видов и сравнение ее с другими ископаемыми находками приводятся ниже.

Таким образом, как видно из приведенного фактического материала, определенные по пыльце виды рода *Helianthemum* присутствуют не только в различных по составу спорово-пыльцевых спектрах, но и связаны с разными периодами валдайского оледенения. Чаще всего в исследованных отложениях встречается пыльца *H. nummularium* — вида, который и сейчас широко распространен на территории Восточно-Европейской равнины.

Находки пыльцы *H. alpestre* и *H. hirsutum* в настоящее время пока единичны. Надо полагать, что названные виды вместе с некоторыми другими растениями, происходящими из гор Европы, расселились на восток по перигляциальной полосе Восточно-Европейской равнины. Находки своеобразных «переселенцев» за пределами современного ареала могут свидетельствовать о значительном продвижении определенных видов на северо-восток в межстадиальные периоды валдайского оледенения.

Пыльца *H. alpestre* обнаружена в отложениях мстинского межстадиала валдайского оледенения, когда ширина перигляциальной зоны была максимальной. Судя по данным спорово-пыльцевого анализа, растительный покров существовавшей тогда перигляциальной зоны был весьма пестрым. На севере, вблизи края ледника, располагались перигляциальные тундры, в то время как на юге, по долинам рек, по-видимому, уже селилась ель. В южном Приильменье, в верховьях рек Великой, Мсты, Ояти, произрастали островные сосновые леса в сочетании с березой.

Одновременно существенную роль на некоторых участках играли травяно-кустарничковые группировки.

Широкое развитие в составе флоры возникших сообществ получили различные мигранты из аридных континентальных областей — степные ксерофиты, а также полупустынные и пустынные виды некоторых районов Средней Азии. Этот период способствовал также расселению горно-европейских растений. По-видимому, разные по происхождению иммигранты нашли для себя в перигляциальной зоне благоприятную обстановку, что и обусловило их широкое расселение в ее пределах. Существовали сообщества, в которых наряду с разнообразными полынями и маревыми значительное распространение получил *Helianthemum alpestre*, в то время как другие травы играли подчиненную роль. Однако по мере развития почв и формирования сомкнутого растительного покрова с некоторым участием древесных пород создались неблагоприятные условия для произрастания этого альпийского вида, что наглядно подтверждается данными морфометрических измерений пыльцы *H. alpestre* при послойном ее изучении по разрезу.

Пыльца *H. hirsutum* обнаружена в более поздних образованиях валдайского оледенения и связана с переходным этапом от среднего дриаса к аллерёду. В это время благодаря изменению климатических и эдафических условий площади, занимаемые несомкнутыми сообществами каменистых и щебнистых местообитаний, сократились. Их место заняли растения более развитых растительных сообществ. Судя по данным спорово-пыльцевого анализа, на всей территории северо-запада Восточно-Европейской равнины значительно возросла роль древесной растительности и в первую очередь сосны. По-видимому, *H. nummularium* и *H. hirsutum* входили в состав более сомкнутых ценозов. Позднее, в связи с дальнейшим развитием лесов, на всей территории Русской равнины распространение этих растений сильно сократилось. В послеледниковых отложениях пыльца рода *Helianthemum* пока не обнаружена.

Описание ископаемых пыльцевых зерен приводится ниже.

Helianthemum alpestre (Jacq.) DC.

Табл. I, *1—4* и *7—9* *(см. вклейку в конце номера)*

Оригинал. Препарат 75, Палинологическая лаборатория ЛГУ. Скв. 11, у г. Великие Луки, глуб. 66.70 м, глина. Препарат 67, скв. 11, у г. Великие Луки, глуб. 67.30 м, глина; мстинский межстадиал.

Описание. Пыльцевые зерна трехбороздно-оровые, продолговатые. В очертании с экватора узкоэллиптические, с полюса — округло-треугольные. Полярная ось (P) 44.1—51.9 μ, экваториальный диаметр (E) 25.6—32.1 μ, P/E 1.47—1.70. Оры круглые, размером 3.1×3.1 μ, либо продольно вытянутые, размером 6.9×4.4 μ. Борозды щелевидные — 0.8—1.0 μ, длинные. Апокольпиум 9 μ. Мезокольпиум узкоэллиптический. Экзина либо одинаковой толщины у полюсов и на экваторе — 1.5—2.1 μ, либо на экваторе несколько толще. Скульптура мелкосетчатая. Иногда ячеи сетки заметно ориентированы в меридиональном направлении. Край пыльцевых зерен ровный. Цвет желтый.

Сравнение. По своим морфологическим признакам ископаемая пыльца сходна с пыльцой современного вида *Helianthemum alpestre* (Jacq.) DC. От других видов этого рода пыльца *H. alpestre* отличается более продолговатой формой (P/E 1.33—1.60) и узкоэллиптическим очертанием мезокольпиумов.

Материал. Восемь пыльцевых зерен хорошей сохранности.

Местонахождение. Скважина 11 у г. Великие Луки Псковской области.

Примечание. При описании пыльцы этого вида были отмечены пыльцевые зерна с признаками недоразвитости, смятые, с утолщенной или утоньшенной экзиной, со складками вдоль апертур.

В отложениях северо-запада европейской части СССР пыльца этого вида найдена впервые. Ранее отмечалась для олигоценовых отложений Польши (Dyakowska, 1959 г.) и для позднеледниковых отложений Венгерской низменности (Jarai-Komlodi, 1968).

Helianthemum nummularium (L.) Dunal

Табл. II, *7, 8 (см. вклейку)*

Оригинал. Препарат 80, Палинологическая лаборатория НИГЭИ ЛГУ. Скв. 2 у пос. Усвяты Псковской области, глуб. 1.65 м, супесь; аллерёд.

Описание. Пыльцевое зерно трехбороздно-оровое, продолговато-сфероидальное. В очертании с экватора эллиптическое, с полюса — треугольно-округлое. Полярная ось (P) 42.6 μ, экваториальный диаметр (E) 33.6 μ. P/E 1.27. Оры овальные, продольно вытянутые, 4.6×3.4 μ, слабо очерченные. Борозды щелевидные, очень длинные. Апокольпиум 8.2 μ. Мезокольпиум широкоэллиптический. Экзина на экваторе несколько толще — 1.7 μ, чем у полюсов, — 1.5 μ. Скульптура мелкосетчатая. Вытянутости ячей сетки по полярной оси не наблюдается. Край пыльцевого зерна ровный. Цвет темно-желтый.

Сравнение. По совокупности морфологических признаков ископаемое пыльцевое зерно может быть идентифицировано с пыльцой современного *Helianthemum nummularium* (L.) Dunal. Отличается от вышеописанных пыльцевых зерен *H. alpestre* своей более широко эллипсоидальной формой и треугольно-округлым очертанием в полярном положении.

Материал. Одно пыльцевое зерно хорошей сохранности.

Примечание. Пыльца этого вида отмечается нами впервые для четвертичных отложений европейской части СССР. Ранее Е. А. Спиридонова (Малаховский и др., 1969) отмечала для этих же отложений пыльцу *Helianthemum*, определенную только до рода.

Helianthemum hirsutum (Thuill.) Mérat

Табл. II, *1—3*

Оригинал. Препарат 58, Палинологическая лаборатория НИГЭИ ЛГУ. Скв. 2 у пос. Усвяты Псковской области, глуб. 2.3 м, супесь; начало аллерёда.

Описание. Пыльцевое зерно трехбороздно-оровое, продолговато-сфероидальное, в очертании с экватора эллиптическое, с полюса — округло-треугольное. Полярная ось (P) 32.4 μ, экваториальный диаметр (E) 26.4 μ. P/E 1.23. Оры округлые, размером 4.0 μ. Борозды щелевидные, длинные. Апокольпиум 8.8 μ. Паракольпы выражены отчетливо. Экзина у полюсов несколько тоньше — 1.5 μ, чем на экваторе, — 1.7 μ. Скульптура мелкосетчатая. Край пыльцевого зерна ровный.[1]

Сравнение. Округлая ора, наличие паракольп и характерное округло-треугольное очертание пыльцевого зерна в полярном положении отличают его от пыльцы других видов этого рода, что позволяет идентифицировать его с пыльцой *H. hirsutum* (Thuill.) Mérat. Примечание. Пыльца *H. hirsutum* отмечается впервые в четвертичных отложениях европейской части Союза СССР.

Выводы

1. Пыльца рода *Helianthemum* Mill. является одним из наиболее постоянных и характерных компонентов пыльцевых спектров межстадиальных пыльцевых флор как в пределах Западной и Центральной Европы, так и на северо-западе ее.

2. В пыльцевых спектрах ископаемых отложений пыльца рода *Helianthemum* встречается чаще всего единично. В некоторых случаях количество

---

[1] Ископаемое пыльцевое зерно отличается лишь более мелкими размерами, что связано с тем, что оно обработано щелочным методом. Другие же признаки полностью укладываются в рамки пыльцы современного вида.

пыльцы рода *Helianthemum* достигает 12% и лишь в отдельных спектрах ее содержание возрастает до 20 и более процентов от общего количества недревесной пыльцы.

3. Наличие в спектрах пыльцы рода *Helianthemum* в количестве более 10% указывает на то, что этот род, по-видимому, превалировал в составе травянистого покрова некоторых группировок позднеледникового времени.

4. Находки пыльцы *H. alpestre* (Jacq). DC. на северо-западе Русской равнины, севернее современного ареала, указывают на то, что среднеевропейские горные виды, имеющие карпатские связи, были широко распространены к северу от Карпат не только в течение микулинского межледниковья, но и в поздневалдайское время.

Приведенные данные подтверждают ранее высказанное мнение Н. А. Миняева (1969) о значительной миграции среднеевропейских горных видов на северо-запад Русской равнины в определенные периоды валдайского оледенения (даниглядиал, готигляциал).

5. Находки пыльцы *H. alpestre* (Jacq.) DC. и *H. hirsutum* (Thuill.) Mérat в межстадиальных отложениях валдайского оледенения свидетельствуют о том, что эти виды в прошлом имели более широкое распространение. Дальнейшее продвижение этих растений на северо-восток было прервано развитием сомкнутых растительных сообществ послеледникового времени.

В заключение авторы считают своим приятным долгом выразить искреннюю благодарность Н. А. Миняеву за постоянное внимание к работе, а также просмотр рукописи и ценные критические замечания.

ЛИТЕРАТУРА

Ананова Е. Н. (1965). Соотношение лихвинского межледниковья Русской равнины с аналогичными флорами района Балтики и сопредельных территорий. — Ананова Е. Н. и В. В. Культина. (1965). Межледниковая флора лихвинского стратотипа. Проблемы палеогеографии. — Болховитина Н. А., Е. Д. Заклинская, Э. Н. Кара-Мурза, А. А. Любер, Л. Г. Маркова, С. Н. Наумова, И. М. Покровская, Г. М. Романовская, С. Р. Самойлович. (1964). Выделение номенклатурных типов и правила описания ископаемых спор и пыльцы. Систематика и методы изучения ископаемых пыльцы и спор. — Долуханов П. М., А. М. Микляев. (1967). Голоценовая история озер юга Псковской области в связи с развитием последней эпохи неолита и бронзы. Матер. II симпоз. по истории озер Северо-Запада СССР, Минск. — Культина В. В. (1970). Морфология пыльцы видов рода *Helianthemum* Adans., произрастающих на территории СССР. Бот. ж., 55, 6. — Миняев Н. А. (1969). Горные Средне-Европейские элементы во флоре Северо-Запада европейской части СССР. В сб.: Ареалы растений флоры СССР, 2. — Малаховский Д. Б., Е. А. Спиридонова, И. В. Котлукова. (1969). Валдайский горизонт. В сб.: Геоморфология и четвертичные отложения Северо-Запада европейской части СССР. — Erdtman G. (1949). 1. Palynological aspects of the pioneer phase in the immigration of the Swedish flora. 2. Identification of the pollen grains in the Late-glacial samples from Mt. Omberg, Ostrogothia. Swensk botanisk tidskrift, 43, 1. — Erdtman G., B. Berglund a. I. Praglowski. (1961). An introduction to a Scandinavian pollen flora. Grana palynologica, II, 3. — Franks I. W. a. W. Pennington. (1961). The Late-glacial and Postglacial deposits of the Eastwhaite Basin, north Lancashire. New phytologist, 60, 1. — Iversen I. (1944). *Helianthemum* som fossil glacialplante in Danmark. Geol. Fören. Stoch. Forh., 66, 4.— Jarai-Komlodi M. (1968). The Late-glacial and holocene flora of the hungarian Great Plain. Ann. Univer. Sciet. Budapestinensis de Rolando Eötvösnominatae, Sect. Biologica, 9—10. — Proctor M. C. F. (1958). Ecological and Historical factors in the distribution of the British *Helianthemum* species. J. Ecology, 46, 2. — Proctor M. C. F. a. Camilla A. Lambert. (1961). Pollen spectra from recent *Helianthemum* communities. New phytologist, 60, 1. — Watts W. A. (1959). Interglacial deposits at Kilbeg and Newtown, co. Waterford. Proceedings of the Royal Irish Academy, 60, sect. B., 2.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 17 XI 1971).

SUMMARY

The article presents data on fossil records of the genus *Helianthemum* Mill. pollen in heteroage interstadial deposits of the Valdaj glacier in the north-west of the Russian Plain. The pollen of *H. alpestre* (Jacq.) DC. had been for the first time determined and discribed by the authors in Mstinsk interglacial deposits and *H. hirsutum* (Thuill.) Mérat and *H. nummularium* (L). Dunal — in allered and middle dryas deposits. Findings of *H. nummularium* pollen in deposits studied are most often. Fossil records of pollen of *H. alpestre* and *H. hirsutum* in interstadial deposits of the Valdaj at present are single. Nevertheless this shows that species named had been more widely spread in the past. Further advancement of these plants north-eastwards was interrupted by the development of the postglacial time vegetative communities.

УДК 577.73 : 581.572.4 : 582.02/.07

И. С. Горбань

ВОЗРАСТНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ УСТОЙЧИВОСТИ РАСТИТЕЛЬНЫХ КЛЕТОК К РАЗЛИЧНЫМ ПОВРЕЖДАЮЩИМ АГЕНТАМ

С 7 рисунками

I. S. GORBAN. AGE CHANGES IN RESISTANCE OF PLANT CELLS TO DIFFERENT INJURIOUS AGENTS

Работа посвящена изучению возрастных изменений устойчивости клеток листьев *Zebrina pendula* Schnizl. и колеоптилей пшеницы сорта Диамант к этиловому спирту, роданистому калию, уксусной кислоте, водным растворам аммиака и высокому гидростатическому давлению. С возрастом клеток устойчивость к этим агентам меняется неоднозначно как в зависимости от агента, так и в зависимости от его концентрации. Делается вывод, что изменения устойчивости с возрастом клеток носят менее общий характер, чем изменения устойчивости при холодовых и тепловых закалках растений, при которых устойчивость повышается почти ко всем исследованным агентам.

Работами лаборатории цитофизиологии и цитоэкологии Ботанического института Академии наук СССР показано, что с возрастом у клеток происходит повышение первичной теплоустойчивости, определяемой по прекращению движения протоплазмы после 5-минутного нагрева. Это повышение теплоустойчивости не связано с изменением температуры окружающей среды, а определяется внутренними факторами и в первую очередь ростом клеток (Александров, Лютова, Фельдман, 1959; Фельдман, 1960; Горбань, 1961, 1962, 1968; Фельдман и Каменцева, 1963; Александров, Денько и др., 1964; Шухтина, 1965). Одним из самых общих путей к анализу изменений устойчивости является выяснение их специфичности; для этого следует установить, сопровождается ли изменение устойчивости к изучаемому фактору изменениями устойчивости к другим повреждающим агентам. Этот подход был использован при изучении тепловых и холодовых закалок растений. Удалось показать, что при тепловой закалке повышается устойчивость клеток к нагреву, этиловому спирту, уксусной кислоте, роданистому калию, хлористому кадмию и высокому гидростатическому давлению, т. е. к целому ряду агентов, большинство которых известно как вещества, оказывающие денатурирующее действие на белки (Александров, Фельдман, 1958; Ломагин и др., 1963). При холодовой закалке у многих растений наряду с повышением устойчивости к холоду обнаружено повышение устойчивости клеток к нагреву, спирту, высокому гидростатическому давлению (Александров, Лютова, Фельдман, 1959; Александров, Денько и др., 1964). Такая широкая неспецифичность повышения устойчивости показывает, что при закалках происходит в значительной степени универсальная стабилизация компонентов протоплазмы. Иной характер имеют возрастные изменения устойчивости. Оказалось, что в отличие от холодовых закалок, при которых одновременно повышается и холодо- и теплоустойчивость, у ранневесенних эфемероидов с возрастом клеток происходит падение холодоустойчивости и повышение устойчивости к нагреву, сопровождаемое в ряде случаев повышением устойчивости к высокому гидростатическому давлению (Фельдман и Каменцева, 1963; Александров, Денько и др., 1964). Бо̀льшую холодоустойчивость более молодых тканей и листьев обнаружили также другие исследователи (Winkler, 1913; Zacharova, 1925; Рихтер, 1927; Салтыковский, 1928, 1929; Crépin и др., 1929[1]; Creszini a. Fettamanzi, 1929[1]; Levitt a. Scarth, 1936;[1] Seible, 1939; Dillman, 1941;[1] Gardner, 1954;[1] Незговоров, 1956). В ряде других работ авторы, наоборот, сообщают о повышении холодоустойчивости с увеличением возраста листьев (Lindner, 1915[1]; Harwey, 1918[1]; Rivera a. Corneli, 1931[1]). Гикльхорн (Gicklhorn, 1936) нашел наибольшую чувствительность к холоду у листьев средних ярусов как по сравнению с более молодыми, так и с более старыми, уже пожелтевшими. Пизек и Шиссль (Pisek u. Schiessl, 1947) и Паркер (Parker, 1955) сообщают, что зимой и ранней весной молодые клетки и органы более холодоустойчивы, чем старые, а поздней весной, летом и ранней осенью наблюдаются обратные соотношения. М. М. Тюрина (1957) считает, что холодоустойчивость листьев определяется температурой, при которой происходило заложение листа.

Много работ посвящено действию различных химических веществ на клетки разного возраста. Данные этих исследований еще более противоречивы, чем данные о возрастных изменениях холодоустойчивости. Повышение устойчивости с возрастом обнаружили: Эстерак (Esteřák, 1935) у клеток *Elodea canadensis* по отношению к органическим и минеральным кислотам, основаниям, солям, эфиру, этилуретану, хлороформу, ацетону, паральдегиду, ацетальдегиду, этиловому, бутиловому, пропиловому, амиловому и бензиловому спиртам; Вебер (Weber, 1934) у клеток спирогиры по отношению к 16 и 20% этиловому спирту; Боррис (Borris, 1938) у клеток *Elodea densa* по отношению к щелочам; Рейтер (Reuter, 1937) у клеток *Sedum praealtum* по отношению к водным растворам эфира; Библь (Biebl, 1950) у клеток листьев свеклы по отношению к борной кислоте и сернокислому цинку. Снижение устойчивости с возрастом обнаружили: Коллинз (Collins, 1931) и Мейндль (Meindl, 1934) у клеток *Elodea densa* по отношению к этиловому спирту, хлористому барию, сернокислому магнию, щавелевой кислоте и азотнокислому серебру; Мендер (Mender, 1938) у клеток мха *Bryum capillare* по отношению к едкому калию; Руге (Ruge, 1940) у клеток *Elodea densa* по отношению к действию плазмолиза. Из трех работ Библя, посвященных изучению возрастных изменений устойчивости клеток к растворам различных веществ, следует, что результат может зависеть как от объекта исследования, так и от повреждающего агента. В первой из этих работ (Biebl, 1947) сообщается, что устойчивость клеток мха *Mnium rostratum* при старении повышается по отношению к сернокислому цинку и снижается к борной кислоте. При исследовании возрастных изменений усточивости клеток другого мха *Calypogeia neesiana* (Biebl, 1949,— цит. по: Fischer, 1950), наоборот, устойчивость клеток с возрастом повышалась по отношению к борной кислоте и снижалась к сернокислому цинку. В более поздней и наиболее обстоятельной работе Библь и Росси-Пильхофер (Biebl u. Rossi-Pilhofer, 1954) сообщают о возрастных изменениях устойчивости клеток высших растений к сернокислому марганцу, сернокислому цинку и борной кислоте. По отношению к сернокислому марганцу у 12 видов растений (*Anemone hepatica*, *Cyclamen europaeum*, *Hedera helix*, *Raphanus sativus*, *Brassica oleracea*, *B. napus*, *Daucus carota*, *Salvia pratensis*, *S. glutinosa*, *Ballota nigra*, *Saponaria officinalis* и *Convallaria majalis*) устойчивость клеток с возрастом повышалась, у одного вида (*Solanum tuberosum*) падала, у одного (*Vitis vulpina*) сначала повышалась, потом падала и у одного (*Solanum lycopersicum*) не изменялась. По отношению к сернокислому цинку устойчивость с возрастом клеток повышалась у трех видов (*Brassica napus*, *B. oleracea* и *Daucus carota*), у шести видов (*Anemone hepatica*, *Cyclamen europaeum*, *Hedera helix*, *Solanum tuberosum*, *Salvia pratensis*, *S. glutinosa*) сначала повышалась, потом падала, у шести других видов (*Solanum lycopersicum*, *Salvia verticillata*, *Ballota nigra*,

---

[1] Цитируется по Левитту (Levitt, 1956).

Saponaria officinalis, *Convallaria majalis*, *Vitis vulpina*) не изменялась. По отношению к борной кислоте устойчивость повышается с возрастом клеток у одного вида (*Brassica napus*), у двух (*Anemone hepatica*, *Cyclamen europaeum*) сначала повышается, потом падает, у трех (*Daucus carota*, *Ballota nigra*, *Saponaria officinalis*), наоборот, сначала падает, потом повышается, у одного вида (*Convallaria majalis*) падает, у восьми видов (*Raphanus sativus*, *Brassica oleracea*, *Solanum tuberosum*, *S. lycopersicum*, *Salvia pratensis*, *S. glutinosa*, *S. verticillata*, *Vitis vulpina*) не изменяется. Возрастные изменения устойчивости наиболее значительны по отношению к сернокислому марганцу; по отношению к сернокислому цинку и борной кислоте размах возрастных колебаний устойчивости весьма невелик. Один и тот же вид растений часто имеет разный ход возрастных изменений устойчивости по отношению к разным агентам. Например, у *Daucus carota* устойчивость к сернокислому цинку и сернокислому марганцу с увеличением возраста клеток повышается, а к борной кислоте — сначала падает, потом повышается. У *Ballota nigra* с возрастом устойчивость к сернокислому марганцу повышается, к сернокислому цинку не изменяется, а к борной кислоте сначала снижается, потом повышается. У *Convallaria majalis* устойчивость к сернокислому марганцу с возрастом повышается, к сернокислому цинку не изменяется, к борной кислоте падает. Библь предполагает, что разные агенты имеют неодинаковые механизмы действия и затрагивают в связи с этим разные компоненты протоплазмы, а устойчивость последних неодинаково меняется с возрастом.

Настоящая работа имела целью изучить возрастные изменения устойчивости к ряду агентов и сравнить их с исследованными ранее возрастными изменениями теплоустойчивости.

Материал и методика

Объектами исследования служили клетки нижнего эпидермиса листьев *Zebrina pendula* Schnizl., растущей в оранжерее, и клетки наружного эпидермиса колеоптилей пшеницы *Triticum aestivum* L. сорта Диамант. Проростки пшеницы выращивались в лаборатории на фильтровальной бумаге и вываренных опилках. Микроскопированию (объектив 90, апертура 1.3, масляная иммерсия) подвергались целые кусочки листьев или колеоптилей. Кусочки листьев перед микроскопированием инфильтрировали водопроводной водой в люэровском шприце (Александров, 1954), а колеоптили микроскопировали без инфильтрации. Нагрев производился в воде, в термостате; высокое гидростатическое давление создавалось в бомбе с помощью гидравлического пресса (Александров, Фельдман, 1958). Признаком повреждения во всех опытах служило прекращение движения протоплазмы. При определении устойчивости к нагреву и высокому гидростатическому давлению при постоянном сроке воздействия (5 минут) находили максимальную температуру или максимальное давление, после действия которых еще сохраняется движение протоплазмы. Интервал между прогревами составлял 0.4°, между давлениями — 100 атмосфер. При действии водных растворов этилового спирта, аммиака, роданистого калия или уксусной кислоты устойчивость характеризовалась сроком , в течение которого в клетках кусочков листьев, инфильтрированных растворами определенной концентрации, сохраняется движение протоплазмы. При этом кусочки листьев приготовляли одинакового размера.

Результаты наблюдений

На рис. 1 и 2 и в таблице приводятся данные об изменениях теплоустойчивости клеток изучаемых объектов с их возрастом и данные по интенсивности их роста, взятые из ранее опубликованных работ (Горбань, 1962, 1968). Это сделано, чтобы облегчить сравнение возрастных изменений устойчивости клеток листьев *Zebrina pendula* и колеоптилей пшеницы сорта Диамант к различным повреждающим агентам с изученными ранее возрастными изменениями теплоустойчивости и сопоставление этих изменений с ростом органов. Изменения устойчивости клеток зебрины с возрастом мы изучали как в пределах одного листа, так и при переходе от яруса к ярусу. Листья зебрины растут основанием, и поэтому в пределах листа наиболее молодыми являются клетки его основания. Рост листьев зебрины происходит от 1-го до 3-го яруса (считая сверху). Листья 3-го яруса достигают окончательной величины. На таблице видно, что у растущих листьев 1-го и 2-го ярусов теплоустойчивость клеток основания ниже, чем у клеток верхушек листьев. У выросших листьев 3-го и 6-го ярусов теплоустойчивость клеток верхушек и оснований одинакова. При сравнении теплоустойчивости клеток одних и тех же частей листьев разных ярусов оказывается, что у оснований она повышается при переходе от клеток растущих листьев 2-го яруса к клеткам выросших листьев 3-го яруса и при дальнейшем старении листьев не изменяется. У верхушек листьев повышение теплоустойчивости происходит уже во 2-м ярусе. Все это позволило сделать вывод о связи повышения теплоустойчивости с прекращением роста листьев (Горбань, 1962).

Устойчивость клеток верхушек и оснований растущих и выросших листьев *Zebrina pendula* Schnizl. к различным повреждающим агентам

Повреждающий агент	Мера устойчивости	Ярус листа	Состояние листа	Устойчивость клеток верхушек листьев	Устойчивость клеток оснований листьев	Разница в устойчивости между клетками верхушек и оснований листьев	Достоверность разницы
Нагрев	Температура 5-минутного прогрева, после которого останавливается движение протоплазмы (в °С)	1-й	Растущий	44.2	43.0	1.2	$P < 0.01$
		2-й	»	45.3	43.4	1.9	$P < 0.01$
		3-й	Выросший	45.1	44.9	0.2	Недостоверна
		6-й	»	44.8	44.8	0.0	
Этиловый спирт (8%)	Время сохранения движения протоплазмы (в минутах)	1-й	Растущий	1271	427	847	$P < 0.01$
		6-й	Выросший	1572	1914	—342	Недостоверна
Роданистый калий 0.08 М	То же	1-й	Растущий	1580	1590	—10	Недостоверна
Высокое гидростатическое давление	Давление, после 5-минутного действия которого останавливается движение протоплазмы (в атмосферах)	1-й	Растущий	950	975	—25	Недостоверна
		2-й	»	1016	950	66	»

Колеоптили пшеницы сорта Диамант мы брали для исследования в возрасте 2—5 дней. В этот период их рост происходит почти исключительно за счет растяжения клеток. Растущими были 2—3-дневные колеоптили. К 4-му дню они в наших условиях вырастали и в дальнейшем не изменяли своей длины (см. рис. 2). Для изучения всегда брали часть колеоптиля длиной в 6 мм, отступя 3 мм от его верхушки. На рис. 2 видно, что теплоустойчивость клеток колеоптилей повышается с их возрастом. Однако в отличие от листьев зебрины теплоустойчивость клеток колеоптилей продолжает достоверно, хотя и менее значительно, повышаться и после прекращения роста колеоптилей в длину, между 4-м и 5-м днями их жизни.

Устойчивость к этиловому спирту. Возрастные изменения устойчивости клеток зебрины к этиловому спирту изучали как в пределах листа, так и при старении листьев при переходе от яруса к ярусу. Результаты представлены на рис. 3. Видно, что спиртоустойчивость молодых клеток основания растущего листа 1-го яруса (считая сверху) ниже (кривая *1*), чем спиртоустойчивость более старых клеток верхушки листа (кривая *2*). Разница достоверна ($P < 0.01$) при всех исследованных концентрациях спирта. Эта разница в спиртоустойчивости между клетками основания и верхушки листа, так же как и описанная выше разница в теплоустойчивости между ними, наблюдается только у растущих листьев. У выросших листьев этой разницы нет (см. таблицу). С возрастом у листьев при переходе от яруса к ярусу спиртоустойчивость их клеток вначале также возрастает. Так, клетки верхушек выросших листьев 3-го яруса (кривая *3*) более спиртоустойчивы, чем клетки верхушек растущих листьев 1-го яруса (кривая *2*). Различия достоверны при всех исследованных концентрациях спирта ($P < 0.01$ для 8 и 10%-го спирта и $P < 0.02$ для 6%-го спирта). Однако при дальнейшем старении уже выросших листьев спиртоустойчивость их клеток падает. Это снижение более значительно при более высоких концентрациях спирта. Так, в 10%-м спирте клетки листьев 3-го яруса живут в 6 раз дольше клеток листьев 6-го яруса (кривая *4*), а в 6%-м спирте — только в 2.2 раза. В обоих случаях разница достоверна ($P < 0.01$). В 8%-м спирте статистически достоверного снижения спиртоустойчивости не обнаружено. Спиртоустойчивость клеток листьев 6-го и 11-го ярусов одинакова (кривые 4 и *5*). Таким образом, возрастные изменения спиртоустойчивости клеток листьев зебрины проявляются по-раз-

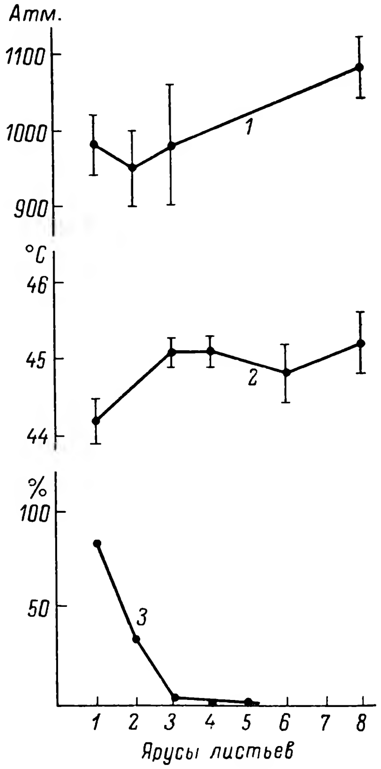


Рис. 1. Устойчивость клеток верхушек листьев разных ярусов *Zebrina pendula* к высокому гидростатическому давлению и нагреву и интенсивность роста листьев.

По оси абсцисс — номера ярусов листьев (считая сверху); *по оси ординат*: *1* — величина 5-минутного гидростатического давления, останавливающего движение протоплазмы; *2* — величина 5-минутного прогрева, останавливающего движение протоплазмы; *3* — интенсивность роста листьев, выраженная через суточный прирост площади листа (в %).

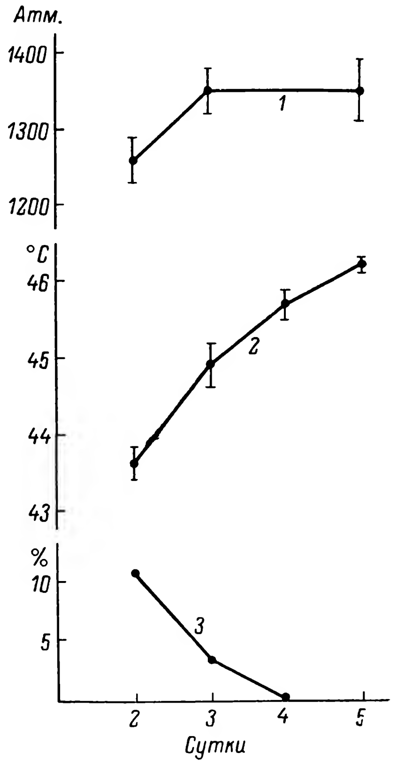


Рис. 2. Устойчивость клеток колеоптилей пшеницы сорта Диамант к гидростатическому давлению и нагреву и интенсивность роста колеоптилей.

По оси абсцисс — возраст проростков пшеницы в сутках; *по оси ординат*: *1* — величина 5-минутного гидростатического давления, останавливающего движение протоплазмы; *2* — температура 5-минутного прогрева, останавливающего движение протоплазмы; *3* — интенсивность роста колеоптилей, выраженная через прирост длины колеоптилей за 2 часа (в %).

ному по отношению к спирту разных концентраций. Возрастные изменения спиртоустойчивости клеток листьев зебрины, по-видимому, не связаны с ростом листьев.

Аналогичные результаты получены и при изучении возрастных изменений спиртоустойчивости клеток колеоптилей пшеницы Диамант. На рис. 4 видно, что спиртоустойчивость клеток 2-дневных растущих колеоптилей (кривая *1*) ниже, чем 3-дневных, тоже растущих (кривая *2*), по отношению ко всем испытанным концентрациям спирта. Разница достоверна, во всех случаях $P < 0.01$. При дальнейшем старении колеоптилей изменение спиртоустойчивости различно по отношению к разным концентрациям спирта. А именно — в слабых концентрациях спирта (4—6%) спиртоустойчивость по-прежнему продолжает повышаться при старении при переходе от 3-дневных растущих (кривая *2*) к 4—5-дневным выросшим колеоптилям (кривые *3* и *4*). Разница достоверна ($P < 0.01$). В более крепком 9%-м спирте устойчивость клеток колеоптилей при переходе от 3- к 4—5-дневным колеоптилям снижается. Разница достоверна ($P < 0.02$). Спиртоустойчивость 4- и 5-дневных колеоптилей при всех испытанных концентрациях спирта одинакова.

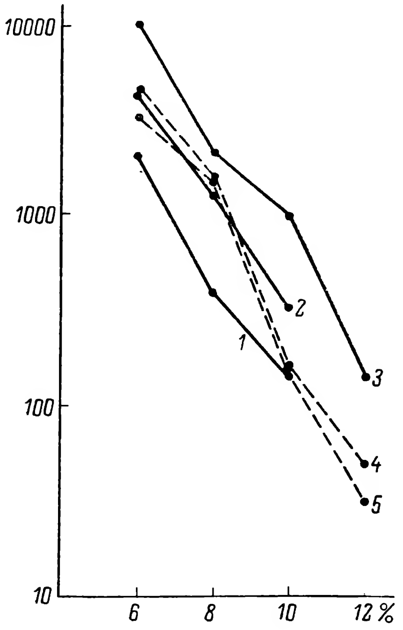


Рис. 3. Устойчивость клеток разновозрастных листьев и частей листа *Zebrina pendula* к этиловому спирту.

По оси абсцисс — концентрация спирта; *по оси ординат* — время сохранения движения протоплазмы в минутах в логарифмической шкале. *1* — клетки основания листьев 1-го яруса (счет ярусов сверху вниз); *2* — клетки верхушки листьев 1-го яруса; *3* — клетки верхушки листьев 3-го яруса; *4* — клетки верхушки листьев 6-го яруса; *5* — клетки верхушки листьев 11-го яруса.

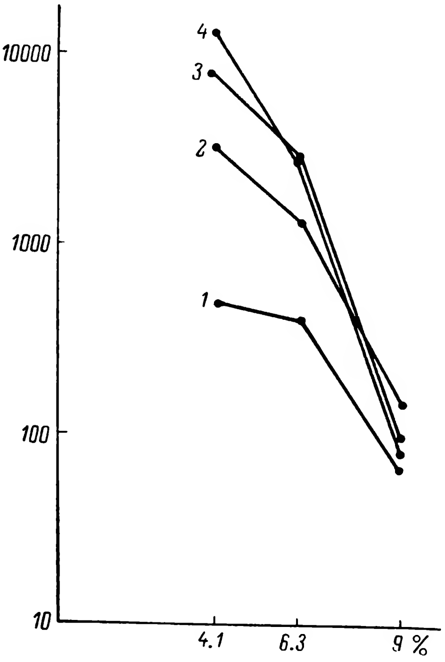


Рис. 4. Устойчивость клеток колеоптилей разновозрастных проростков пшеницы сорта Диамант к этиловому спирту.

По оси абсцисс — концентрация спирта (в %); *по оси ординат* — время сохранения движения протоплазмы в минутах в логарифмической шкале. *1* — клетки колеоптилей 2-дневных проростков; *2* — клетки колеоптилей 3-дневных проростков; *3* — клетки колеоптилей 4-дневных проростков; *4* — клетки колеоптилей 5-дневных проростков.

Устойчивость к роданистому калию. Мы изучали возрастные изменения устойчивости клеток листьев зебрины к 0.08 М и 0.13 М роданистому калию. Оказалось, что более молодые клетки основания и более старые клетки верхушки растущих листьев 1-го яруса имеют одинаковую устойчивость к 0.08 М роданистому калию (см. таблицу). Это отличает возрастные изменения устойчивости к данному агенту от возрастных изменений устойчивости к спирту и нагреву (см. выше). При переходе же от листьев верхних ярусов к нижним устойчивость клеток к 0.08 М и 0.12 М роданистому калию возрастает (см. рис. 5). Ход изменений устойчивости к этим двум концентрациям различен. По отношению к более крепкой 0.12 М концентрации роданистого калия устойчивость очень резко возрастает при переходе от растущих листьев 1-го яруса к выросшим листьям 3-го яруса. Разница достоверна. Достоверность разницы между клетками листьев 1-го и 2-го яруса— $P < 0.02$, между клетками листьев 2-го и 3-го яруса — $P < 0.05$. В процессе дальнейшего старения уже выросших листьев при переходе от листьев 3-го к листьям 11-го яруса устойчивость клеток к 0.12 М роданистому калию не изменяется. Эти изменения устойчивости клеток аналогичны описанным выше изменениям устойчивости к нагреву. Однако при более слабой концентрации роданистого калия — 0.08 М — такой аналогии не наблюдается. Устойчивость очень незначительно возрастает при переходе от клеток растущих листьев 1-го яруса к выросшим листьям 3-го яруса (разница достоверна — $P < 0.05$) и в процессе дальнейшего старения при переходе от листьев 3-го к листьям 11-го яруса, несмотря на прекратившийся рост, устойчивость их клеток к 0.08 М роданистому калию продолжает возрастать (разница достоверна, $P < 0.02$).

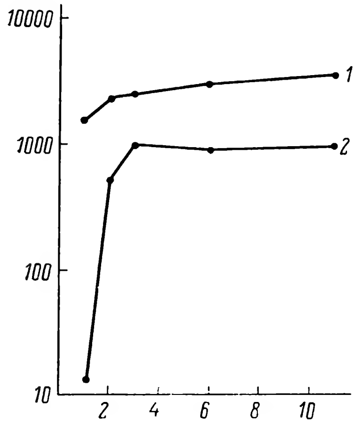


Рис. 5. Устойчивость клеток разновозрастных листьев *Zebrina pendula* к роданистому калию.

По оси абсцисс — номера ярусов листьев (считая сверху); *по оси ординат* — время сохранения движения протоплазмы в минутах в логарифмической шкале. *1* — концентрация роданистого калия — 0.08 М; *2* — концентрация роданистого калия — 0.12 М.

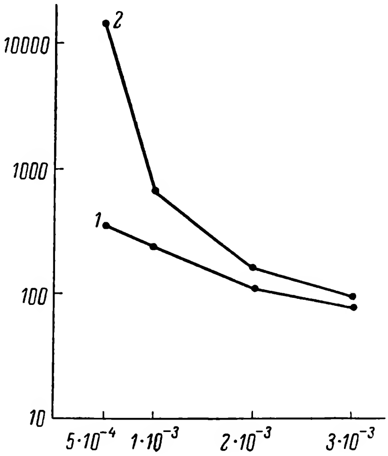


Рис. 6. Устойчивость клеток колеоптилей разновозрастных проростков пшеницы сорта Диамант к уксусной кислоте.

По оси абсцисс — концентрация уксусной кислоты в молях; *по оси ординат* — время сохранения движения протоплазмы в минутах в логарифмической шкале. *1* — клетки колеоптилей 2—3-дневных проростков; *2* — клетки колеоптилей 4—5-дневных проростков.

Устойчивость к высокому гидростатическому давлению. Из таблицы следует, что подобно устойчивости к роданистому калию и в отличие от устойчивости к спирту и нагреву устойчивость к высокому гидростатическому давлению у растущих листьев 1-го и 2-го яруса зебрины не изменяется в пределах листа. Более молодые клетки основания и более старые клетки верхушки имеют одинаковую устойчивость к высокому гидростатическому давлению. При сравнении устойчивости клеток листьев разных ярусов к высокому гидростатическому давлению оказалось, что она не меняется при переходе от растущих листьев 1-го яруса к выросшим листьям 3-го яруса, а при дальнейшем старении выросших листьев повышается (рис. 1). Из рисунка видно, что разница достоверна. Таким образом, наблюдаемое повышение устойчивости к высокому гидростатическому давлению с возрастом клеток не совпадает с возрастными изменениями теплоустойчивости и с прекращением роста листьев.

На рис. 2 приведены данные по изменению устойчивости клеток колеоптилей пшеницы Диамант к высокому гидростатическому давлению. Устойчивость возрастает от 2- к 3-дневным колеоптилям и при дальнейшем старении их не изменяется. Из рисунка видно, что наблюдаемые различия достоверны. Рост колеоптилей прекращается на 4-й день, т. е. повышение устойчивости клеток к высокому гидростатическому давлению происходит в отличие от зебрины еще до прекращения роста.

Устойчивость к уксусной кислоте. На рис. 6 представлены данные по изменению устойчивости с возрастом клеток колеоптилей пшеницы Диамант по отношению к уксусной кислоте. Кривая *1* представляет устойчивость 2—3-дневных колеоптилей, кривая *2* — 4—5-дневных. Видно, что при всех испытанных концентрациях молодые колеоптили менее устойчивы, чем старые. Разница во всех случаях достоверна. При концентрации $3 \cdot 10^{-3}$ M $P < 0.05$, при остальных концентрациях $P < 0.01$. Величина различий падает с увеличением концентрации.

Устойчивость к водным растворам аммиака. На рис. 7 представлены данные по изменению устойчивости клеток колеоптилей к водным растворам аммиака. Клетки молодых, 2-дневных, колеоптилей по отношению ко всем исследованным концентрациям имеют более высокую устойчивость, чем клетки 3—4—5-дневных. Устойчивость клеток 3—4—5-дневных колеоптилей к различным испытанным концентрациям аммиака одинакова.

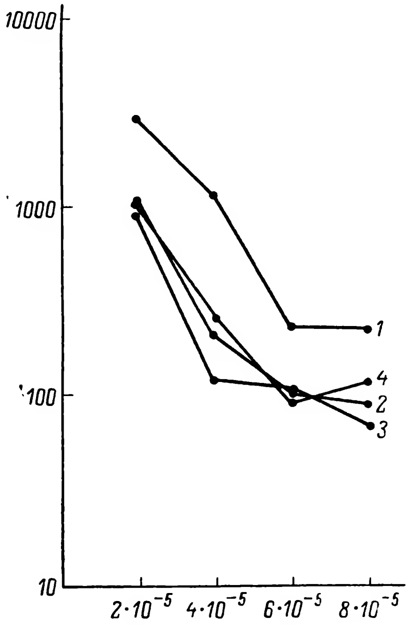


Рис. 7. Устойчивость клеток колеоптилей разновозрастных проростков пшеницы сорта Диамант к водным растворам аммиака.

По оси абсцисс — концентрация аммиака в молях; *по оси ординат* — время сохранения движения протоплазмы в минутах в логарифмической шкале. *1* — клетки колеоптилей 2-дневных проростков; *2* — клетки колеоптилей 3-дневных проростков; *3* — клетки колеоптилей 4-дневных проростков; *4* — клетки колеоптилей 5-дневных проростков.

Обсуждение результатов

В литературном обзоре уже говорилось о противоречивых результатах, получаемых при изучении возрастных изменений устойчивости к различным химическим агентам. На примере работ Библя показано, что разные результаты могут получаться при определении устойчивости к различным агентам на одном и том же объекте, а также при определении устойчивости к одному и тому же агенту, но на разных объектах (Biebl, 1947, 1949, — цит. по: Fischer, 1950; Biebl u. Rossi-Pilhofer, 1954). Результаты наших наблюдений также весьма пестры. Показано, что возрастные изменения устойчивости клеток к этиловому спирту, роданистому калию, высокому гидростатическому давлению, аммиаку не идут однозначно и параллельно друг другу и описанным ранее возрастным изменениям теплоустойчивости (определяемым в основном процессом роста). У одного и того же объекта (колеоптили пшеницы) с возрастом устойчивость клеток к водным растворам аммиака падает, к уксусной кислоте растет, а к этиловому спирту в сильных концентрациях сначала растет, потом падает. Возможно эти различия связаны с разным механизмом действия изучаемых агентов. В отличие от возрастных изменений теплоустойчивости возрастные изменения устойчивости к перечисленным выше агентам не имеют отношения к прекращению роста клеток.

Согласно нашим данным, разный ход изменений устойчивости с возрастом клеток наблюдается не только по отношению к разным агентам, но и к одному и тому же агенту в его разных концентрациях. Так, устойчивость клеток колеоптилей к 9%-му спирту сначала растет, потом падает, а к 4%-му спирту наблюдается неуклонное повышение устойчивости клеток с возрастом. У зебрины с увеличением возраста клеток сначала наблюдается подъем устойчивости, а потом снижение ко всем концентрациям спирта, однако величина снижения значительно больше при сильных концентрациях спирта, чем при слабых. Клетки колеоптилей повышают свою устойчивость к уксусной кислоте, но это повышение значительно больше при слабых, чем при сильных концентрациях. Клетки зебрины по отношению к роданистому калию, наоборот, гораздо сильнее повышают с возрастом свою устойчивость при более сильных, нежели при более слабых концентрациях. Такие результаты могут быть следствием изменения проницаемости к данному агенту с возрастом клеток. В наших опытах слабые концентрации агентов повреждали клетки в течение нескольких суток, а сильные в течение нескольких часов. Очевидно, различия в проницаемости сравниваемых клеток должны сильнее сказаться на различиях в устойчивости при более высоких концентрациях действующего агента, чем при более слабых. Это может привести к разным возрастным изменениям в устойчивости к сильным и слабым концентрациям агента в случае неодинаковой проницаемости клеток различного возраста. При этом изменения различий в устойчивости к разным концентрациям агента с возрастом клеток могут быть самые разнообразные в зависимости от того, как меняются проницаемость и устойчивость протоплазмы с увеличением их возраста. Литературные данные о возрастных изменениях проницаемости весьма противоречивы. Согласно некоторым исследованиям, проницаемость с возрастом клеток повышается (Weber, 1931а, б), по другим данным падает (Boulenne, 1930, цит. по: Fischer, 1950; Albach, 1931; Gahlen, 1935; Bogen, 1938; Hofmeister, 1938), по третьим она имеет максимум (Marklund, 1936; Reuter, 1937, 1949; Колосов, 1939; Irmgard, 1955) или минимум (Максимов и Можаева, 1944а, б; Сойкина, 1948; Pirson u. Seidel, 1951) на средних этапах развития клеток. Поэтому можно предполагать, что наблюдаемые различия в соотношениях устойчивости разновозрастных клеток при разных концентрациях агента могут быть связаны с различиями в их проницаемости. В связи с этим нельзя сказать, в какой мере наблюдаемые возрастные различия в устойчивости клеток к химическим агентам связаны с изменением устойчивости компонентов их протоплазмы, а в какой определяются различиями в проницаемости. Возрастные изменения устойчивости клеток спирогиры к этиловому спирту Вебер (1934) полностью объясняет тем, что агент быстрее проникает в молодые клетки, чем в старые.

Имеется и другая возможность для объяснения разного характера возрастных изменений устойчивости к сильным и слабым концентрациям одного и того же агента. Известно, что многие вещества обладают разным механизмом повреждающего действия в низких и высоких концентрациях. Например, ингибиторы обмена в низких концентрациях специфически влияют на какую-либо обменную реакцию, повреждение которой уже вторично приводит к общему повреждению клетки. В более же высокой концентрации такой агент может повреждать другим путем, производя денатурацию протоплазматических белков. При этом повышение устойчивости клеток к определенному агенту в одной из этих концентраций не всегда сопровождается повышением устойчивости к нему в другой концентрации. Так, например, закаленные нагревом клетки имели одинаковую с контрольными устойчивость к низким концентрациям азида натрия, специфически нарушающим энергетический обмен клетки, и были устойчивее контрольных и к более высоким его концентрациям, оказывающим денатурирующее действие на белки протоплазмы (Ломагин, 1962).

В отличие от действия растворов химических веществ действие высокого гидростатического давления не осложняется различиями в проницаемости сравниваемых клеток. Поэтому, если бы повышение теплоустойчивости с возрастом клеток было неспецифично, то следовало бы ожидать одновременного с ним повышения устойчивости к высокому гидростатическому давлению. Мы наблюдали с увеличением возраста клеток повышение устойчивости к высокому гидростатическому давлению. Однако это повышение не идет параллельно повышению теплоустойчивости и в отличие от последнего не совпадает с прекращением роста клеток. У зебрины теплоустойчивость у растущих листьев повышается при переходе от клеток основания к клеткам верхушки, а устойчивость к давлению при этом не изменяется (см. таблицу). Наибольшее повышение теплоустойчивости клеток происходит при прекращении роста листьев при переходе от 1-го к 3-му ярусу листьев (считая сверху), а изменений в устойчивости к давлению при этом не наблюдается. Они происходят в процессе дальнейшего старения листьев зебрины на фоне постоянной теплоустойчивости (рис. 1). У клеток колеоптилей пшеницы Диамант, наоборот, возрастные изменения устойчивости к давлению заканчиваются на более ранних этапах развития клеток, чем повышение теплоустойчивости (рис. 2). Литературные данные также говорят о том, что повышение устойчивости к нагреву не всегда сопровождается повышением устойчивости к высокому гидростатическому давлению (Александров, Денько и др., 1964; Александров и Денько, 1971).

Неоднозначные изменения устойчивости к разным повреждающим агентам с возрастом клеток, а также отсутствие синхронности ее повышения к ряду агентов говорит о том, что изменения устойчивости с возрастом клеток (как об этом уже писали Фельдман и Каменцева, 1963) носят иной характер, чем при тепловых и холодовых закалках; при температурной закалке устойчивость клеток повышается почти ко всем исследованным агентам.

Выводы

Изучены возрастные изменения устойчивости клеток листьев *Zebrina pendula* Schnizl. и колеоптилей пшеницы сорта Диамант к различным повреждающим агентам.

1. Характер изменений устойчивости клеток к этиловому спирту неодинаков при разных его концентрациях. У колеоптилей пшеницы устойчивость клеток к 9%-му спирту с возрастом сначала повышается, потом падает; по отношению к более слабому (4—6%) спирту происходит неуклонный подъем устойчивости с возрастом клеток. У клеток зебрины с возрастом спиртоустойчивость также сначала повышается, а потом падает. Это снижение устойчивости гораздо более значительно при более высоких концентрациях спирта (10—12%), чем при относительно низких (6%).

2. Устойчивость клеток зебрины к роданистому калию повышается с их возрастом. Повышение устойчивости гораздо сильнее к более крепкой (0.12 М), чем к более слабой (0.08 М) концентрации роданистого калия.

3. Устойчивость клеток колеоптилей пшеницы к уксусной кислоте повышается с их возрастом. Различия гораздо больше при слабых ($5 \cdot 10^{-4}$ М), чем при более сильных ($3 \cdot 10^{-3}$ М) концентрациях.

4. Устойчивость клеток колеоптилей пшеницы к водным растворам аммиака падает с возрастом клеток примерно одинаково при всех испытанных концентрациях.

5. С возрастом повышается устойчивость клеток к высокому гидростатическому давлению как у листьев зебрины, так и у колеоптилей пшеницы. Возрастное изменение устойчивости клеток к высокому гидростатическому давлению происходит несинхронно с изменением теплоустойчивости.

ЛИТЕРАТУРА

Александров В. Я. (1954). Упрощенный способ инфильтрации растительных тканей. Бот. ж., 39, 3 : 421—422.— Александров В. Я. и Е. И. Денько. (1971). О некоторых факторах, определяющих устойчивость клеток к действию высокого гидростатического давления. Цитология, 13, 3 : 319—328. — Александров В. Я., Е. И. Денько, И. М. Кислюк, Н. Л. Фельдман, Г. Г. Шухтина. (1964). Сезонные изменения устойчивости клеток к действию различных агентов у зимнезеленых растений и весенних эфемероидов. В сб.: Цитологические основы приспособления растения к факторам среды, 103—127. —

Александров В. Я., М. И. Лютова, Н. Л. Фельдман. (1959). Сезонные изменения устойчивости растительных клеток к действию различных агентов. Цитология, 1, 6 : 672—691. — Александров В. Я., Н. Л. Фельдман (1958). Исследование реактивного повышения устойчивости клеток при действии нагрева. Бот. ж., 43, 2 : 194—213. — Горбань И. С. (1961). Изменения теплоустойчивости растительных клеток в процессе роста листа. Цитология, 3, 2 : 167—175. — Горбань И. С. (1962). О связи роста и теплоустойчивости растительных клеток. Цитология, 4, 2 : 182—192. — Горбань И. С. (1968). Влияние β-индолилуксусной кислоты и гидразида малеиновой кислоты на растяжение и теплоустойчивость колеоптилей пшеницы. Цитология, 10, 1 : 76—87. — Колосов И. И. (1939). Установление поглощающей зоны корней и роли корневых волосков в поглощении веществ. Сов. агроном., 5 : 43—48. — Ломагин А. Г. (1962). Влияние тепловой закалки на устойчивость растительных клеток к азиду натрия. ДАН СССР, 147, 3 : 717—720. — Ломагин А. Г., Т. А. Антропова, А. Илмете. (1963). Влияние тепловой закалки на устойчивость растительных клеток к различным повреждающим агентам. Цитология, 5, 2 : 142—150. — Максимов Н. А., Л. В. Можаева. (1944а). Возрастные изменения коллоидно-химических свойств протоплазмы растительных клеток. 1. Изменения проницаемости и вязкости плазмы в клетках чешуй лука и кочанов капусты. ДАН СССР, 42, 5 : 236—240. — Максимов Н. А., Л. В. Можаева. (1944б). Возрастные изменения коллоидно-химических свойств протоплазмы растительных клеток. 2. Изменения проницаемости и вязкости в клетках листьев конских бобов и овса. ДАН СССР, 42, 6 : 291—294. — Незговоров Л. А. (1956). Последействие низких положительных температур на фотосинтез теплолюбивых (культурных) растений. Физиол. раст., 3, 6 : 527—533. — Рихтер А. А. (1927). Исследования над холодостойкостью растений. 1. Динамика растворимых углеводов у пшеницы и ржи в течение зимнего периода. Ж. опытн. агроном. юго-востока, 4, 2 : 326—344. — Салтыковский М. И. (1928). Весеннее отмирание озимых хлебов. Ж. опытн. агроном. юго-востока, 6, 2 : 151—174.— Салтыковский М. И. (1929). По вопросу о зимостойкости озимых хлебов. Ж. опытн. агроном. юго-востока, 7, 1 : 181—218. — Сойкина Г. С. (1948). Возрастные изменения проницаемости протоплазмы. Тр. Инст. физиол. раст., 6, 1: 103—117. — Тюрина М. М. (1957). Исследование морозостойкости растений в условиях высокогорий Памира. — Фельдман Н. Л. (1960). Влияние раневого раздражения на чувствительность клеток. В сб.: Вопросы цитологии и протистологии : 216—223. — Фельдман Н. Л. и И. Е. Каменцева. (1963). Теплоустойчивость и холодоустойчивость клеток листа желтого гусиного лука на разных фазах развития. Бот. ж., 48, 3 : 414—419. — Шухтина Г. Г. (1965). Влияние температуры среды на теплоустойчивость клеток листьев *Catalpa speciosa* Warder и некоторых других растений. Бот. ж., 50, 9 : 1310—1317. — Albach W. (1931). Über die schädigende Wirkung der Plasmolyse und Deplasmolyse. Protoplasma, 12 : 255—267. — Biebl R. (1947). Über die gegensätzliche Wirkung der Spurenelement Zink und Bor auf die Blattzellen von *Mnium rostratum*. Osterr. Bot. Zeitschr., 94, 1—2 : 61—73. — Biebl R. (1950). Zellphysiologische Untersuchungen an Gemüsepflanzen. Biol. Gener., 19 : 236—243. — Biebl R. u. W. Rossi-Pilhofer. (1954). Die Änderung der chemischen Resistenz pflanzlichen Plasmen mit dem Entwicklungzustand. Protoplasma, 44, 2 : 113—135. — Bogen H. I. (1938). Untersuchungen zu den «spezifischen Permeabilitätsreihen» Höfflers. Planta, 28 : 335—381. — Borris H. (1938). Plasmolyseform und Streckungswachstum. Jahrb. Wiss. Bot., 86 : 784—834. — Collins W. A. (1931). Giftresistenz verschiedenen alter *Elodea*-Blätter. Protoplasma, 12 : 549—553. — Esteřák K. B. (1935). Resistenz-Gradienten in *Elodea*-Blättern. Protoplasma, 23, 3 : 367—383. — Fischer H. (1950). Über protoplasmatische Veränderung beim Altern von Pflanzenzellen. Protoplasma, 39 : 661—676. — Gahlen K. (1935). Beiträge zur Physiologie der Blattzellen von *Helodea canadensis*. Protoplasma, 22 : 337—361. — Gicklhorm J. (1936). Gradienten des Erfrierens von Laubblättern. Protoplasma, 26 : 90—96. — Hofmeister L. (1938). Verschiedene Permeabilitätsreihen bei einer und derselben Zellsorte von *Ranunculus repens*. Jahrb. Wiss. Bot., 86 : 401—419. — Irmgard Z. (1955). Untersuchungen über zellphysiologische Reaktionen verschiedenen alter Zellen. Zeitschr. Bot., 43, 1 : 73—78. — Levitt J. (1956). The Hardiness of plants. — Marklund G. (1936). Vergleichende Permeabilitäts Studien an pflanzlichen Protoplasten. Acta Bot. Fenn., 18 : 1—110. — Meindl T. (1934). Weitere Beiträge zur protoplasmatischen Anatomie des *Helodea*-Blattes. Protoplasma, 21 : 362—393. — Mender G. (1938). Protoplasmatische Anatomie des Laubmooses *Bryum capillare*. Protoplasma, 30 : 373—400. — Parker J. (1955). Annual trends in cold hardiness of pondeross pine and grand fir. Ecology, 36, 3 : 377—380. — Pirson A., F. Seidel. (1951). Zell- und stoffwechselphysiologische Untersuchungen an der Wurzel von *Lemna minor* L. unter besonderer Berücksichtigungs von K- und Ca-mangel. Planta, 38 : 431—473. — Pisek A., R. Schiessl. (1947). Die Temperaturbeeinflussbarkeit Frosthärte von Nadelhölzern und Zwergsträuchern an der alpinen Waldgrenze. Ber. Naturwiss. Med. Verein, Innsbruck., 47 : 33—52. — Reuter L. (1937). Protoplasmatik vergilbender Blätter. Protoplasma, 27 : 270—279. — Reuter L. (1949). Zur protoplasmatischen Anatomie des Keimblattes von *Soja hispida*. Österr. Bot. Zeitschr., 95, 4 : 373—421. — Ruge U. (1940). Kritische zell- und entwicklungsphysiologische Untersuchungen an den Blattzähnen von *Helodea densa*. Flora 134 : 311—376. — Seible D. (1939). Ein Beitrag zur Frage der Kältesch den an Pflanzen bei Temperaturen über dem Gefrierpunkt. Beitr. Biologie

Pflanzen, 26, 3 : 289—329. — Weber F. (1931a). Harnstoffpermeabilität ungleich alter Spirogyrazellen. Protoplasma, 12 : 129—140. — Weber F. (1931б). Harnstoffpermeabilität ungleich alter Stomatazellen. Protoplasma, 14 : 75—82. — Weber F. (1934). Alkoholresistenz ungleich alter Spirogyrazellen. Protoplasma, 20 : 15—19. — Winkler A. (1913). Über den Einfluss der Aussenbedingungen auf die Kälteresistenz ausdauernder Gewächse. Jahrb. Wiss. Bot., 52 : 467—506. — Zacharova T. M. (1925). Über den Einfluss niedrieger Temperaturen auf die Pflanzen. Jahrb. Wiss. Bot., 65 : 61—97.

Институт цитологии
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 17 IX 1971).

SUMMARY

Age dependent changes in the resistance of cells of *Zebrina pendula* Schnizl. leaves and those of wheat coleoptiles to various injurious agents have been studied. Ethanol, potassium rhodanide, acetic acid, water solutions of ammonium hidroxide and high hydrostatic pressure were the injurious agents applied. It was found, that age correlated resistance of cell to these agents is changed non-uniformly depending upon the nature of the injurious agent and its concentration. The conclusion achieved is that age dependent changes in cell resistance are of less general character, that changes in cold and heat hardenings of plants. In the later case plants increased their resistance to almost all of the injurious agents studied.

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

УДК (018) 631.175 : 531.42 : 633.2

В. Н. Андреев, Т. Ф. Галактионова, В. И. Захарова и А. И. Неустроева

МЕТОДИКА ОПРЕДЕЛЕНИЯ СЕЗОННЫХ ИЗМЕНЕНИЙ ЗАПАСА НАДЗЕМНОЙ ФИТОМАССЫ У ТРАВЯНИСТЫХ РАСТЕНИЙ

V. N. ANDREEV, T. F. GALAKTIONOVA, V. I. ZAKHAROVA AND A. I. NEUSTROEVA. METHODS FOR DETERMINING SEASONAL CHANGES OF THE OVERGROUND PHYTOMASS STOCK OF HERBACEOUS PLANTS

Для решения практических задач освоения растительных ресурсов важно создать модель продуктивности в сезонной и погодовой динамике для отдельных видов растений и отдельных растительных группировок. В такой модели должна найти отражение зависимость продуктивности от факторов внешней среды и характера связей в экосистемах. Подобная модель представит основу для определения биологической и хозяйственной продуктивности и даст возможность прогнозирования. Создание модели будет способствовать изучению материально-энергетических превращений в биогеоценозах.

К разрешению задачи прогнозирования в области кормовых ресурсов оленеводства приступил коллектив ботаников института биологии Якутского филиала Сибирского отделения АН СССР.

Первый этап исследований заключается в изучении сезонных и погодовых изменений запаса надземной фитомассы. Для этой цели были выбраны некоторые тундровые группировки на стационаре института, расположенном в пос. Походск на левом берегу р. Колымы, в 40 км от ее устья.

Учетные площадки расположены на надпойменной террасе в подзоне южной субарктической тундры. Левобережная равнина низовьев Колымы, известная под названием «Халерчинская тундра», отличается широким развитием гидрофитных травянистых группировок, среди которых располагаются многочисленные озера, занимающие до 20% и более общей площади, и отдельные булгунняхи (гидролакколиты) — мерзлотные бугры пучения, до 20—30 м высоты. Резко выраженный микро- и нанорельеф, обусловленный влиянием морозной трещиноватости, термокарста, солифлюкции, микроэрозии, неравномерным нарастанием мхов и накоплением растительной дернины, вызывает комплексность растительного покрова и появление во всех ассоциациях многочисленных парцелл.

До настоящего времени нет общепринятой методики определения запаса надземной фитомассы при проведении стационарных исследований. Чаще всего при изучении травянистых группировок, так же как и при маршрутных исследованиях, прибегают к помощи укосного метода. Для учета сезонных изменений продуктивности на территории изучаемой группировки закладывается ряд площадок (размером обычно от 10×

10 кв. см до 1 кв. м), травостой на которых срезается в разные фазы развития растений. Однако полученные данные, особенно в условиях пестрого состава группировок, не могут дать объективного представления о реальных запасах надземной фитомассы и ее динамике. Порочность данного метода заключается в том, что объект, подлежащий изучению, уничтожается и для каждого последующего учета выбираются новые объекты. При этом невозможно гарантировать полную идентичность вновь выбранных объектов с теми, которые использовались ранее. Кроме того, изъятие части травостоя, особенно при многолетней продолжительности наблюдений, может отразиться на общих условиях развития растений, в частности может вызвать усиление пестроты на учетной площади. Поэтому для учета общей продуктивности целесообразно определить для каждого вида вес одного растения (или побега) и число экземпляров на площади учета. Чтобы не среза́ть изучаемые растения, следует брать аналогичные по развитию экземпляры, произрастающие в таких же условиях, но за пределами площади учета. Единственно возможным методом, обеспечивающим постоянство учетов на одних и тех же объектах и их независимость от пестроты растительности, является метод моделей, давно применяемый в лесоводстве и рекомендуемый для учета запаса фитомассы отдельных кустов или крупных трав.

Для того чтобы получить более точные данные и сократить амплитуду изменчивости признаков, нами в основу учета взята не отдельная особь, а отдельный орган. Например, у пушицы *Eriophorum vaginatum* L. отдельно учитываются листья прошлогодние и текущего года, генеративные побеги, бутоны генеративных побегов будущего года. Для каждого органа устанавливается на каждый срок учета амплитуда изменчивости его длины. Выделяется несколько градаций длины, обычно 10—12, в отдельных случаях до 20. Средний вес каждой градации определяется путем взвешивания 20 экз. данного органа, взятых за пределами учетных площадок, но из аналогичных условий. На основании этих данных составляется вариационный ряд, который выравнивается, и на основе его определяется вес соответствующих органов, учтенных на учетной площадке. На последней производится измерение длины каждого органа и подсчет их количества.

Данный метод был использован в 1970 г. для учета динамики надземной фитомассы у 12 видов в период август—декабрь. Приведем некоторые данные, например, по пушице *Eriophorum angustifolium* Honck., образующей чистые заросли на приозерных террасах (табл. 1). На учетной площадке у пушицы узколистной не было генеративных побегов и вся надземная фитомасса была представлена лишь прикорневыми листьями с влагалищами. В табл. 1 приведены данные учета, проведенного в самый разгар летней вегетации, 3 августа. Запас надземной фитомассы составил в это время 11.36 ц/га (здесь и ниже указывается абсолютно сухой вес).

Выше отмечено, что для определения среднего веса 1 листа производилось взвешивание 20 листьев каждой градации (по длине). Для устранения случайных отклонений в фактических данных нами высчитывался теоретический вариационный ряд. Для этой цели для каждой градации определялся вес 1 см длины листа. Оказалось, что с увеличением длины листа вес 1 см тоже увеличивается, что связано с усилением механических тканей у более крупных листьев и сопряженным с возрастанием длины увеличением других параметров листа (ширины и толщины листовой пластинки, усилением влагалища). При этом у одних видов вес 1 см длины листа увеличивается более или менее равномерно (*Eriophorum vaginatum*, *Carex chordorrhiza* Ehrh.), у других намечаются определенные зоны длины листа, в пределах которых вес 1 см остается более или менее одинаковым и между отдельными зонами происходят скачкообразные изменения этого показателя (*Eriophorum angustifolium*, *Carex lugens* H. T. Holm., *C. stans* Drej.). У пушицы узколистной наметилось три зоны в длине листа (15—32 см, 33—62 см и 63—74 см), для каждой из которых характерен определенный средний вес 1 см: для первой — 1.87 мг, для второй — 2.93 мг,

ТАБЛИЦА 1

Запас надземной фитомассы у пушицы *Eriophorum angustifolium* Honck.

Длина листа (в см)	Вес[1] 1 листа на каждый см (фактические данные)	Вес 1 см листа (в мг)	Вес 1 листа, в мг (теоретический ряд)	На 1 кв. м	
				количество листьев	вес листьев (в г)
15—17	28	1.87	28	31	0.86
18—20	42		34	22	0.75
21—23	42		39	23	0.90
24—26	44		45	34	1.53
27—29	46		51	38	1.95
30—32	57		57	39	2.24
33—35	104	2.93	100	43	4.25
36—38	97		108	49	5.26
39—41	109		117	54	6.29
42—44	121		126	72	9.17
45—47	132		135	67	9.01
48—50	146		144	79	11.37
51—53	152		152	63	7.15
54—56	135		161	59	9.58
57—59	198		170	56	9.56
60—62	180		179	55	9.93
63—65	228	3.75	240	43	10.44
66—68	248		251	29	7.40
69—71	280		263	15	4.08
72—74	271		274	8	1.90
Всего	—	—	—	879	113.62

для третьей — 3.75 мг (табл. 1). Пользуясь этими величинами, высчитываем для каждой градации теоретический вес листа (умножая средний вес 1 см на среднюю величину градации).

У отдельных видов увеличение веса, приходящегося на 1 см длины пластинки, с удлинением органа возрастает в различной степени. В табл. 2 приведены данные по увеличению веса 1 см листа при увеличении его длины на каждый сантиметр. Следует учесть, что приведенные величины представляют средние расчетные данные, и фактические изменения у отдельных видов, как отмечено выше, накапливаются не равномерно, а происходят скачкообразно. Из изученных видов осоковых наиболее сбежистые листья (выражаясь языком лесоводов) имеет осока струннокоренная, наименее сбежистые — пушица влагалищная. Промежуточное положение занимают пушица узколистная, осоки прямостоящая и блестящая.

ТАБЛИЦА 2

Увеличение среднего веса 1 см листовой пластинки при ее удлинении

Вид	Срок учета	Количество экземпляров	Среднее увеличение веса 1 см длины листовой пластинки при ее возрастании на 1 см (в мг)
Eriophorum angustifolium	3 VIII	400	0.03
E. vaginatum	4 VIII	160	0.01
Carex chordorrhiza	4 VIII	100	0.05
C. lugens	5 VIII	240	0.03
C. stans	7 VIII	220	0.03

---

[1] Везде дается вес абсолютно сухой массы.

Сезонные изменения запаса надземной фитомассы у травянистых растений определяются, в соответствии с нашей методикой, в различные сроки по трем показателям, относящимся к отдельным органам: 1) линейные размеры (длина листьев, высота стеблей и пр.), 2) число экземпляров и 3) «удельный» вес, т. е. вес 1 см длины органа. Напоминаем, что первые два показателя определяются проведением соответствующих учетов на самой учетной площадке, где измеряется длина каждого органа у всех растений или у растений выбранной группы и подсчитывается по видам общее число органов. Третий показатель определяется путем срезания соответствующих органов у растений за пределами учетной площадки и определения их веса для всех градаций вариационного ряда.

Удельный вес каждого органа подвержен значительным сезонным изменениям и поэтому его приходится определять заново в каждый срок учета. Приведем некоторые данные, характеризующие сезонные изменения удельного веса отдельных органов (табл. 3).

Удельный вес всех изучавшихся органов закономерно изменяется по сезонам; максимальной величины он достигает во второй половине августа. С началом отмирания и пожелтения листьев и стеблей происходит его уменьшение, продолжающееся на протяжении осени. Как свидетельствуют данные учета, проведенного в марте 1971 г., на протяжении зимы, под снегом, изменений не происходит. В зимний период особенно большая разница наблюдается между зелеными и бурыми отмершими органами. Например, у осоки *Carex stans* в середине декабря вес 1 см пластинки листа при ее длине от 5 до 15 см составил у молодых листьев, ушедших зелеными под снег, в среднем 2.09 мг, у бурых — 0.77 мг. Одновременно с изменением удельного веса изменяется количество органов и их средняя длина (табл. 4). В общем, наблюдается корреляция обоих этих показателей с изменением удельного веса органов. Однако на ходе изменения этих показателей отражаются биологические особенности видов.

ТАБЛИЦА 3

Средний вес 1 см длины органа в сезонной динамике

Вид	Орган	Его длина (в см)	Абсолютно сухой вес (в мг на 1 см длины)			
			3—7 VIII	15—20 VIII	2—7 IX	13—16 XII
Eriophorum angustifolium	Прикорневые листья . .	15—32	1.87	2.22	1.46	1.04
		33—62	2.93	3.57	2.38	1.30
		63—74	3.75	4.23	2.87	1.66
E. vaginatum	Прошлогодние листья . .	15—74	2.78	3.30	2.20	1.29
	Листья текущего года . .	11—26	0.83	—	0.84	0.73
	Бутоны генеративных побегов будущего года . .	1—10	0.59	—	0.92	0.96
	Генеративные побеги . .	18—41	3.17	—	3.24	—
Carex chordorrhiza	Прикорневые листья . . .	2—11	—	0.66	0.58	0.51
	Генеративные побеги . . .	9—28	—	2.11	2.53	2.14
C. lugens	Прикорневые листья . . .	6—41	0.94	—	0.80	0.82
	Генеративные побеги . . .	18—53	2.36	—	1.66	1.44
C. stans	Прикорневые листья . . .	5—51	1.72	1.91	1.38	0.99
Arctophila fulva	Листья	7—30	1.76	2.39	1.90	1.46
	Генеративные побеги . .	26—70	10.57	13.66	10.13	6.54

У пушицы узколистной максимум количества листьев приходится на вторую половину августа. Появление в августе новых листьев (около 300 на 1 кв. м) вызывает снижение средней длины листа. Осенью происходит массовое отмирание листьев, они становятся ломкими и часть из них полностью или частично попадает в опад. В наших наблюдениях под снег ушло лишь 32% листьев, причем их средняя длина оказалась меньшей на 23%. В декабре надземная фитомасса полностью представляет собой ветошь.

ТАБЛИЦА 4

Количество отдельных органов растений на 1 кв. м пробной площадки и их средняя длина (в см)

Вид	Орган	3–7 VIII		15–20 VIII		2–7 IX		13–16 XII	
		количество	средняя длина	количество	средняя длина	количество	средняя длина	количество	средняя длина
Eriophorum angustifolium	Прикорневые листья	879	44.1	1162	41.3	922	39.2	370	34.2
E. vaginatum	Прошлогодние листья	11371	18.2	7542	12.8	6541	13.3	6211	12.0
	Листья текущего года	15551	3.4	2826	4.6	2548	4.4	2552	4.1
	Бутоны генеративных побегов будущего года	521	1.5	582	2.0	582	2.0	582	2.0
Carex chordorrhiza	Прикорневые листья	—	—	1355	7.6	1101	5.3	474	4.4
	Генеративные побеги	—	—	121	17.4	117	17.4	79	17.4
C. lugens	Прикорневые листья	25	24.1	24	25.3	23	24.4	21	24.2
	Генеративные побеги	3	43.2	3	42.1	3	40.0	3	41.99
C. stans	Прикорневые листья	1062	26.3	701	25.9	275	28.6	174	22.0
Arctophila fulva	Листья	1782	14.6	2305	14.9	1004	11.6	744	17.4
	Генеративные побеги	133	50.7	133	46.2	118	50.2	76	48.1

У пушицы влагалищной наблюдаются живые листья прошлых лет и текущего года. Максимального количества первая генерация достигает к началу августа, в дальнейшем происходит сокращение ее численности и под снег уходит 55% молодых листьев. Отход в опад происходит главным образом за счет более крупных листьев, в результате чего средняя длина листьев уменьшилась на 34%. Из 6215 прошлогодних листьев в декабре в зеленом состоянии осталось 988 листьев (15.9%), средняя их длина составляла 4.3 см, в то время как средняя длина бурых листьев была 13.5 см. Молодые листья все были в зеленом состоянии. Их количество между осенним и зимним учетами не сократилось. Бутоны генеративных побегов будущего года закладываются весной и в первой половине лета. На протяжении августа еще происходит некоторое увеличение их количества (на 10%) и небольшое удлинение ножек, на которых они располагаются. Генеративных побегов текущего года (1970 г.) на учетной площадке не было.

У осоки струннокоренной, отличающейся очень хрупкими листьями, под снег ушло лишь 35% листьев, причем средняя длина оставшихся листьев уменьшилась на 58%. Генеративные побеги не претерпели почти никаких количественных изменений. Вся надземная фитомасса зимой представлена ветошью. У осоки блестящей с ее листьями, сохраняющими упругость и в буром состоянии, сохранилось под снегом 84% листьев при стабильной длине. Число и высота генеративных побегов не изменились. У осоки прямостоящей отмечено резкое падение количества листьев. Под снег ушло всего 16% листьев. Длина их снизилась лишь на 16%. Из подснежных листьев 23% сохранились в зеленом состоянии, их длина в среднем составляла 5.4 см, в то время как средняя длина бурых листьев равнялась 27.1 см.

У арктофилы наблюдался значительный отход количества листьев и генеративных побегов. Под снег ушло соответственно 42% листьев и 57% побегов. Вся надземная фитомасса была представлена лишь ветошью.

Располагая по всем изученным нами растениям данными по числу экземпляров каждого органа, их средней длине и удельному весу органов, определяем запас надземной фитомассы по всем срокам учета (табл. 5).

Если за 100% принять запас надземной фитомассы во второй половине августа, когда он достигает максимальной величины у большинства изученных видов, то сезонные изменения запаса определяются следующими цифрами (табл. 6).

ТАБЛИЦА 5

Запас надземной фитомассы растений по сезонам (в ц/га)

Вид	Орган	3—7 VIII	15—20 VIII	2—7 IX	13—16 XII
Eriophorum angustifolium	Прикорневые листья	11.36	13.95	8.22	1.49[1]
E. vaginatum	Прошлогодние листья	10.22	8.22	8.46	8.52
	Листья текущего года	0.29	0.81	1.08	1.51
	Бутоны побегов будущего года	1.00	1.23	1.39	1.37
	Всего	11.51	10.26	10.93	11.40
Carex chordorrhiza	Листья	—	0.54	0.32	0.10
	Генеративные побеги	—	0.44	0.44	0.19
	Всего	—	0.98	0.76	0.29
C. lugens	Листья	0.05	0.06	0.04	0.04
	Генеративные побеги	0.03	0.03	0.02	0.02
	Всего	0.08	0.09	0.06	0.06
C. stans	Листья	4.37	4.00	1.06	0.48[2]
Arctophila fulva	Листья	4.56	8.67	5.22[3]	1.84
	Генеративные побеги	7.82	11.17	6.82	2.39
	Всего	12.38	19.84	12.04	4.23

Как видно из табл. 6, в зимний период по запасу надземной фитомассы резко выделяются два вида — пушица влагалищная (11.4 ц/га, или 111% от августовского запаса) и осока блестящая (67% от августовского запаса). Эти виды упоминаются многими исследователями как важнейшие подснежные кормовые травы, что и подтвердилось материалами нашего исследования.

ТАБЛИЦА 6

Запас надземной фитомассы по сезонам (в %)

Вид	3—7 VIII	15—20 VIII	2—7 IX	13—16 XII
Eriophorum angustifolium	81	100	59	11
E. vaginatum	112	100	107	111
Carex chordorrhiza	—	100	78	40
C. lugens	79	100	67	67
C. stans	109	100	26	12
Arctophila fulva	62	100	61	21
Среднее по 6 видам	89	100	66	44

Дальнейшее накопление данных с применением принятой нами методики даст возможность в первую очередь для основных видов 1) вывести коррелятивную зависимость веса отдельных надземных органов растений и их линейных размеров, что позволит, не прибегая к взвешиванию, на основе измерения длины органов получать приближенные представления о их весе; 2) установить особенности сезонной динамики запаса надземной фитомассы, что позволит проследить зависимость накопления фитомассы от экологических факторов и общего характера связей в экосистемах.

---

[1] В том числе 0.10 ц/га зеленой массы.
[2] В том числе 0.04 ц/га зеленой массы.
[3] В том числе 1.56 ц/га молодые листья.

СООБЩЕНИЯ

УДК 581.8 : 581.48 : 582.675.3

А. Л. Тахтаджян и А. П. Меликян

СРАВНИТЕЛЬНОАНАТОМИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ СЕМЕННОЙ ОБОЛОЧКИ *LEONTICE, GYMNOSPERMIUM, CAULOPHYLLUM* И БЛИЗКИХ РОДОВ В СВЯЗИ С ИХ СИСТЕМАТИКОЙ

С 2 рисунками и 2 таблицами рисунков

A. L. TAKHTAJAN AND A. P. MELIKIAN. COMPARATIVE ANATOMICAL STUDY OF SEED COAT ANATOMY OF *LEONTICE*, *GYMNOSPERMIUM*, *CAULOPHYLLUM* AND ALLIED GENERA IN RELATION TO THEIR SYSTEMATICS

Даны описания анатомического строения спермодермы видов родов *Leontice*, *Gymnospermium*, *Caulophyllum*, а также обычно сближаемых с ними родов *Bongardia*, *Berberis*, *Mahonia*, *Diphylleia*, *Podophyllum*. По строению оболочки семени роды *Leontice*, *Gymnospermium*, *Caulophyllum* резко отличаются от других *Berberidaceae*, а также от рода *Bongardia*, который по этому признаку очень близок к родам *Berberis* и *Mahonia*. Роды и виды *Leontice* и *Gymnospermium* хорошо различаются по анатомическому строению спермодермы. Опираясь на всю совокупность имеющихся данных, авторы приходят к заключению, что сем. *Berberidaceae* целесообразно разделить на три подсемейства: *Leonticoideae* (*Leontice*, *Gymnospermium*, *Caulophyllum*), *Podophylloideae* (*Podophyllum*, *Diphylleia*) и *Berberidoideae* — остальные роды. В работе даны две синоптические таблицы по анатомическому строению спермодермы изученных родов и видов. Приводятся фотографии фрагментов спермодермы, снятые на советском сканирующем микроскопе РЭМ-200.

В системе сем. *Berberidaceae* Прантля (Prantl, 1891) род *Leontice* включает четыре секции: *Bongardia*, *Gymnospermium*, *Euleontice*, *Caulophyllum*, хотя еще в 1839 г. французский ботаник Спаш (Spach) рассматривал их как отдельные роды. Все эти четыре рода были выделены им в отдельную трибу *Leonticineae* Spach, впоследствии возведенную Эйри Шоу (Airy Shaw, 1965) в ранг сем. *Leonticaceae*. В настоящее время почти всеми авторами признается самостоятельность родов *Caulophyllum* и *Bongardia*. Одним из нас (Тахтаджян, 1970) была показана необходимость восстановления рода *Gymnospermium*, что признавалось еще ранее во «Флоре Европы» (Stearn a. Webb, 1964, Fl. Europaea, 1 : 244). Сравнительно-палинологическое изучение этих родов (Архангельский и Тахтаджян, 1972) показало наличие существенных палиноморфологических различий между *Leontice* и *Gymnospermium*.

Роды *Leontice*, *Gymnospermium* и *Caulophyllum* образуют естественную группу и несомненно тесно филогенетически связаны. Несколько иное положение рода *Bongardia*. Как показали кариологические исследования одного из нас (Тахтаджян, в атласе: Хромосомные числа цветковых растений, 1969), все исследованные виды *Leontice* и *Gymnospermium* имеют $2n=16$ (только *L. ewersmannii* $2n=32$). По литературным данным, таково же соматическое число рода *Caulophyllum*. Совершенно иное число у рода

Bongardia. В литературе указываются числа 12, 14, 24 (см. атлас «Хромосомные числа цветковых растений», 1969 : 151). По неопубликованным наблюдениям одного из нас (А. Тахтаджян), у всех экземпляров *Bongardia* из Средней Азии и Азербайджана 2n=12. Таким образом, ни в одном случае не наблюдалось 2n=16, т. е. кариологически этот род отличается от трех вышеназванных родов. Не менее резки различия между ними в морфологии вегетативных органов, цветка и плода, а также в строении спородермы (Архангельский и Тахтаджян, 1972).

Представлялось в высшей степени интересным изучить анатомическое строение семенной оболочки этих четырех родов, тем более что становится очевидным возрастающее значение спермодерматологических исследований в систематике семенных растений.

Исследование анатомии спермодермы этих четырех родов и их сравнение с тестой других *Berberidaceae* и *Podophyllaceae* приводит нас к выводу, что род *Bongardia* резко отличается от *Leontice*, *Gymnospermium*, *Caulophyllum* по этому признаку и, наоборот, сильно приближается к другим барбарисовым, особенно к родам *Berberis* и *Mahonia* (табл. I). Эти различия состоят в следующем.

Роды *Leontice*, *Gymnospermium* и *Caulophyllum* имеют многослойную спермодерму, состоящую из 13—32 слоев гистологически слабо дифференцированных клеток, полости которых в основном заполнены содержимым, где в значительной степени присутствуют дубильные вещества. Характерно отсутствие в спермодерме берберина. Внутренний интегумент всегда 3—5-слойный.

У рода *Bongardia* и всех остальных *Berberidaceae*, включая *Podophyllum* и *Diphylleia*, спермодерма немногослойная, состоит из 8—12 слоев гистологически хорошо дифференцированных клеток. Защитную функцию в тесте несут в основном эпидермальные клетки и прилегающие к ним дериваты клеток интегументальной паренхимы с утолщенными стенками. Берберин всегда присутствует, обычно обильно. Внутренний интегумент двуслойный.

Из данных сравнительной анатомии семенной оболочки *Berberidaceae* можно сделать два основных вывода. Выделение многими авторами, в том числе и одним из авторов этой статьи (Тахтаджян, 1966 г.), родов *Podophyllum* и *Diphylleia* в отдельное сем. *Podophyllaceae* не подтверждается результатами изучения спермодермы, но этот вопрос будет рассмотрен подробно в другой нашей публикации. В то же время от всех остальных *Berberidaceae* s. l. спермодерматологически хорошо обособлены роды *Leontice*, *Gymnospermium* и *Caulophyllum*, но без рода *Bongardia*, который всеми авторами сближается с ними, а Прантлем, как это уже было сказано, даже включается в род *Leontice*. По структуре спермодермы род *Bongardia* более типичное барбарисовое, чем *Leontice*, *Gymnospermium* и *Caulophyllum* и даже чем *Podophyllum* и *Diphylleia*.

Встает вопрос, следует ли выделять роды *Leontice*, *Gymnospermium* и *Caulophyllum* в самостоятельное сем. *Leonticaceae*, как это делает Эйри Шоу (к сожалению, вместе с родом *Bongardia*, который он ошибочно сближал с ними), или придерживаться точки зрения Янхена (Janchen, 1949), рассматривающего эти роды в объеме подтрибы *Epimediinae* подсем. *Berberidoideae* и сближающего их с родами *Epimedium*, *Vancouveria*, *Jeffersonia* и другими, от которых они довольно сильно отличаются по целому ряду признаков. Основываясь на всей совокупности накопленных данных, мы склоняемся к целесообразности разделения *Berberidaceae* s. l. на подсем. *Leonticoideae* (Spach) Takht. et Melik.,[1] *Berberidoideae* (Juss.) Engler, *Podophylloideae* (DC.) Lindley (и, возможно, *Nandinoideae* Heintze). Основные различия между ними (без *Nandinoideae*) видны из следующей таблицы.

---

[1] Subfam. *Leonticoideae* (Spach) Takht. et Melik. stat. nov. — Subtrib. («section») *Leonticineae* Spach (1839). Hist. Nat. Végét., 8 : 33.

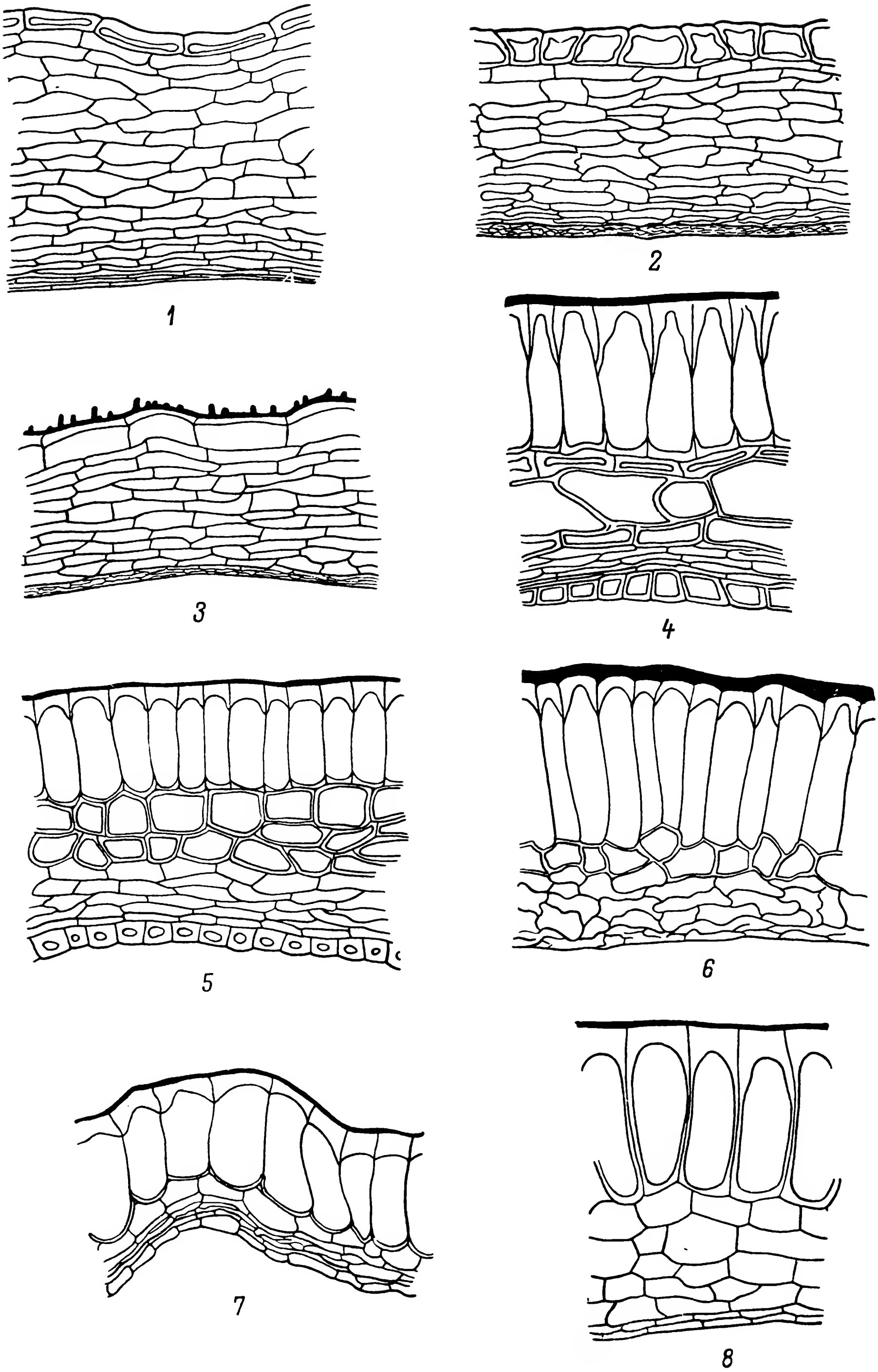


Таблица I.

Строение семенной оболочки исследованных видов *Berberidaceae*. (Увел. 80).

1 — *Caulophyllum robustum* Maxim.; *2* — *Leontice armeniaca* Boiv.; *3* — *Gymnospermium odessanum* (DC.) Takht.; *4* — *Bongardia chrysogonum* (L.) Spach.; *5* — *Mahonia hypoleuca* Takeda; *6* — *Berberis vulgaris* L.; *7* — *Diphylleia grayi* Fr. Schmidt; *8* — *Podophyllum hexandrum* Royle.

1. Спермодерма многослойная, гистологически слабо дифференцированная, состоит из 13—32 слоев клеток. Внутренний интегумент 3—5-слойный (*Leonticoideae*).

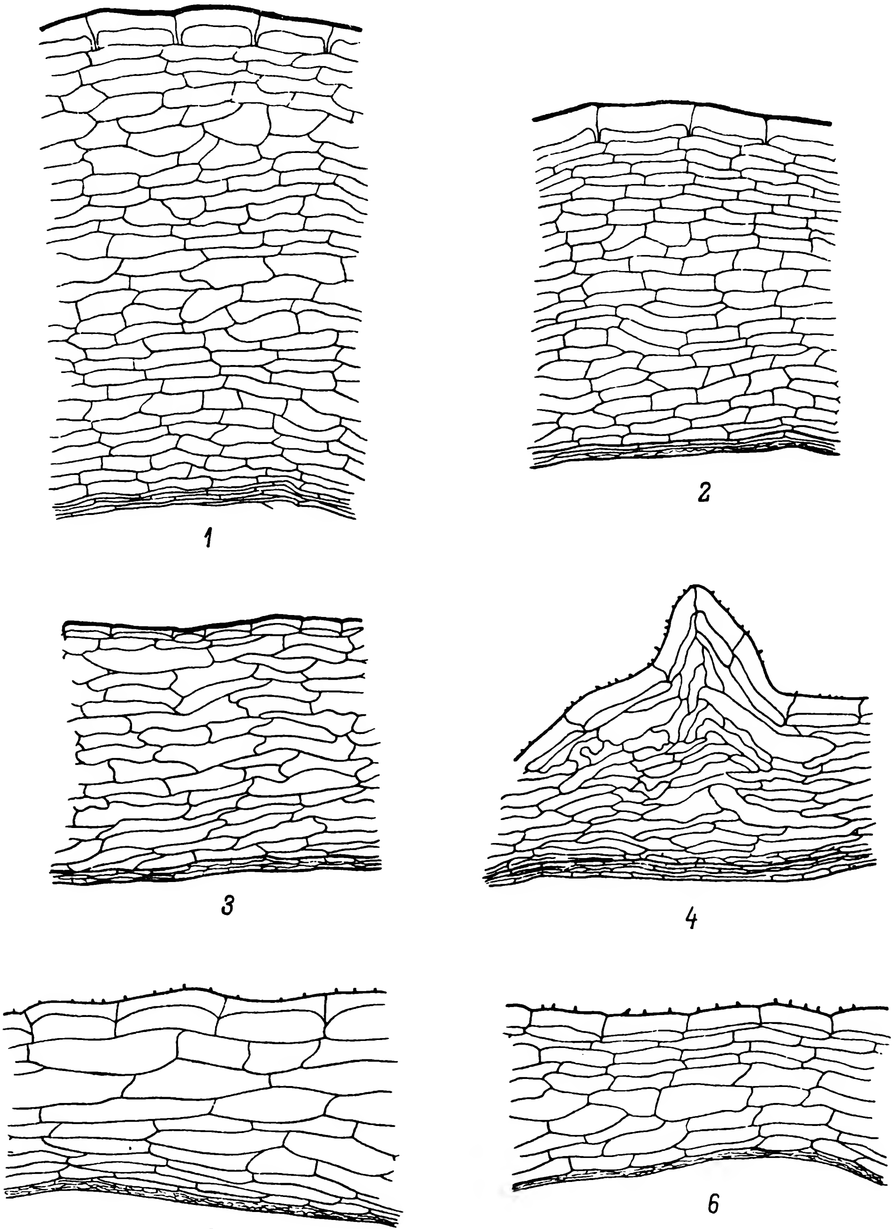


Таблица II.

Строение семенной оболочки исследованных видов *Berberidaceae*. (Увел. 80).

1 — *Leontice leontopetalum* L.; *2* — *Leontice ewersmannii* Bunge; *3* — *Leontice incerta* Pall.; *4* — *Gymnospermium alberti* (Regel) Takht.; *5* — *Gymnospermium smirnovii* (Trautv.) Takht.; *6* — *Gymnospermium altaicum* (Pall.) Spach.

2. Эпидермальные клетки мелкие, сильно удлинены в горизонтальном направлении, полости их небольшие, всегда заполнены содержимым . . . . *Caulophyllum*.

2. Эпидермальные клетки крупные, полости их хорошо различимы.

3. Спермодерма состоит из 19—32 слоев клеток. Поверхность спермодермы гладкая . . . . *Leontice*.

3. Спермодерма состоит из 13—17 слоев клеток. Поверхность спермодермы волнистая (ребристая). На поверхности эпидермальных клеток заметны сосочковидные выросты кутикулы . . . . *Gymnospermium*.

1. Спермодерма немногослойная, гистологически хорошо дифференцирована, состоит из 6—12 слоев клеток. Эпидермальные клетки удлинены в радиальном направлении. Внутренний интегумент обычно двуслойный.

4. Защитную функцию выполняют эпидермальные клетки и 1—3 слоя прилежащих к ним клеток — дериватов интегументальной паренхимы с утолщенными стенками (*Berberidoideae*).

5. У эпидермальных клеток утолщены наружные, внутренние и почти полностью боковые стенки . . . . *Bongardia*.

5. У эпидермальных клеток утолщены только наружные и внутренние стенки.

6. Эпидермальные клетки покрыты мощным слоем кутикулы . . . . *Berberis*.

6. Слой кутикулы выражен слабо. Клетки внутренней эпидермы внутреннего интегумента имеют утолщенные стенки . . *Mahonia*.

4. Защитную функцию выполняют только эпидермальные клетки (*Podophylloideae*).

7. Спермодерма состоит из 8—9 слоев клеток. Внутренняя эпидерма внутреннего интегумента сильно сдавлена . . . . *Podophyllum*.

7. Спермодерма состоит из 6—7 слоев клеток. Хорошо сохраняются клетки внутренней эпидермы внутреннего интегумента . . . . *Diphylleia*.

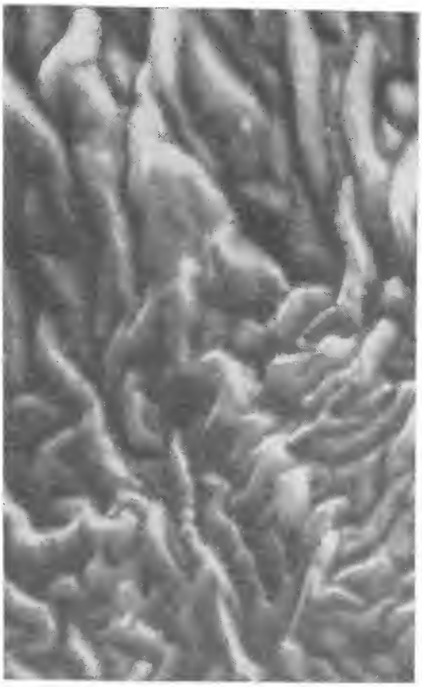


Рис. 1. Поверхность семени *Gymnospermium altaicum* (Pall.) Spach. (Увел. 2000).

Переходя к подсем. *Leonticoideae*, нужно прежде всего указать, что спермодерма родов *Caulophyllum* и *Leontice* (особенно *L. incerta* Pall.) различается довольно слабо. Эти различия носят в сущности только количественный характер, несмотря на то что внешнеморфологически эти роды отличаются довольно отчетливо (горизонтальные корневища у *Caulophyllum*, а не клубни, как у *Leontice*; опадающая при созревании стенка плода у *Caulophyllum* и т. д.).

Гораздо более отчетливо по анатомии тесты отличается от этих родов род *Gymnospermium* (табл. I и II). Для его представителей характерна ребристая оболочка семени, наличие кутикулярных выростов (сосочков) на поверхности семени, сравнительно малослойная теста из 13—17 слоев. Для выяснения структуры этих кутикулярных сосочков одним из нас (А. Меликяном) проведено исследование оболочки семени *G. altaicum* (Pall.) Spach на советском сканирующем микроскопе РЭМ-200 в Москве. Как видно из фотографий, утолщения кутикулы не имеют регулярного расположения (рис. 1), а при изучении на срезе выяснилось, что сосочки представляют мощные наслоения кутина, в которых заметны крупные воздушные полости, являющиеся, по-видимому, путями коммуникации воды, проникающей через эпидермальные клетки перед прорастанием зародыша (рис. 2).

В свою очередь, виды родов *Leontice* и *Gymnospermium* довольно четко различаются по анатомическому строению их семенной оболочки. Приводим синоптическую таблицу признаков строения спермодермы у видов *Leontice* и *Gymnospermium*.

1. Поверхность спермодермы гладкая. Эпидермальные клетки покрыты ровным слоем кутикулы. Спермодерма многослойная, представлена 19—30 слоями клеток.

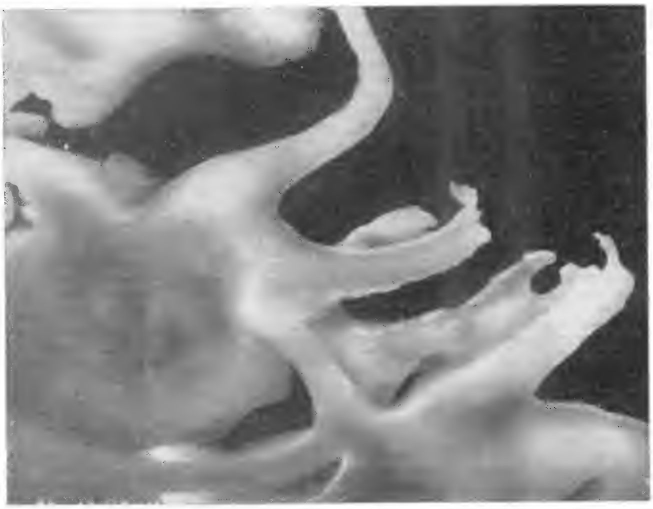


Рис. 2. Строение кутикулярных сосочков на срезе спермодермы *Gymnospermium altaicum* (Pall.) Spach. (Увел. 9000).

- 2\. Спермодерма состоит из 24—32 слоев клеток.
    - 3\. Спермодерма состоит из 31—32 слоев клеток . . . . *L. leontopetalum* L.
    - 3\. Спермодерма состоит из 24—25 слоев клеток . . . . *L. ewersmannii* Bunge.
- 2\. Спермодерма состоит из 19—21 слоя клеток.
    - 4\. Спермодерма состоит из 20—21 слоя клеток. Эпидерма представлена «квадратными» клетками, все стенки которых утолщены . . . . *L. armeniaca* Boiv.
    - 4\. Спермодерма состоит из 19—20 слоев клеток. Эпидермальные клетки сдавлены и вытянуты в горизонтальном направлении . . . . *L. incerta* Pall.

1. Поверхность спермодермы волнистая (ребристая). На эпидермальных клетках хорошо заметны сосочковидные выросты кутикулы. Спермодерма менее многослойная, представлена 13—17 слоями клеток.

- 5\. Спермодерма состоит из 13—14 слоев клеток.
    - 6\. Сосочковидные выросты кутикулы на поверхности эпидермы выражены слабо. Клетки эпидермы крупные, полости их большие . . . . *G. smirnovii* (Trautv.) Takht.
    - 6\. Сосочковидные выросты выражены хорошо. Эпидермальные клетки имеют сильно утолщенные наружные стенки, полости их маленькие. . . *G. altaicum* (Pall.) Spach.
- 5\. Спермодерма состоит из 15—17 слоев клеток.
    - 7\. Спермодерма состоит из 16—17 слоев клеток. Сосочковидные выросты кутикулы выражены слабо. Наружные

стенки эпидермальных клеток очень толстые, полости их небольшие . . . . *G. alberti* (Regel) Takht.

7. Спермодерма состоит из 15—16 слоев клеток. Сосочковидные выросты кутикулы хорошо выражены. Наружные стенки эпидермальных клеток утолщены не сильно, полости их крупные . . . *G. odessanum* (DC.) Takht.

К сожалению, нам не удалось исследовать семенную оболочку *G. darwasicum* (Regel) Takht. и *G. microrrhynchum* (S. Moore) Takht., а также *Gymnospermium silvaticum* (Freitag) Takht. comb. nov. (=*Leontice silvatica* Freitag 1972, Bot. Jahrb. 91 : 473), за неимением зрелого материала.

В заключение авторы приносят свою глубокую благодарность инженеру-конструктору первого советского сканирующего микроскопа РЭМ-200 С. С. Степанову за предоставление возможности исследования наших объектов на этом приборе. Считаем также своим приятным долгом поблагодарить за помощь в работе лаборанта лаборатории биосистематики БИН АН СССР Е. В. Благовещенскую, а также сотрудников МГУ: научного сотрудника Н. Р. Мейер и инженера В. В. Бернарда.

СПИСОК ИЗУЧЕННЫХ ВИДОВ И ОБРАЗЦОВ

1. *Berberis vulgaris* L. Окр. Гарни, 1969, Т. Цатурян (—ERE); Семенная лаборатория БИН АН СССР.
2. *Bongardia chrysogonum* (L.) Spach. Бухарский р-н, горы к северу от Бальджуана, 1906, Р. Рожевиц, 543 (LE).
3. *Caulophyllum robustum* Maxim. Южный Сахалин, мыс Сони, сел. Кузнецово на юго-зап. берегу, 1951, М. Попов; Маньчжурия, ст. Именто, 1902, Н. Семенов, 393 (LE).
4. *Diphylleia grayi* Fr. Schmidt. Japonia, Hakodate, 1861, Maximowicz; Сахалин, Макаровский р-н, окрестн. с. Новое, склон сопки, 1955, Шухободский, 60 (LE).
5. *Gymnospermium alberti* (Regel) Takht. Зап. Тянь-Шань, Уганский р-н, окр. кишлака Седман, 1964, коллектор неизвестен. (LE).
6. *Gymnospermium altaicum* (Pall.) Spach. Алтайский бот. сад, 1966, коллектор неизвестен (LE).
7. *Gymnospermium odessanum* (DC.) Takht. Achaia. In rupestribus calcareis regionis alpinae mt. Panachaicon, 1893, E. de Halácsy. (LE).
8. *Gymnospermium smirnovii* (Trautv.) Takht. БИН АН СССР, опытный участок, 1968, Е. Благовещенская.
9. *Leontice armeniaca* Boiv. Нахичеванская АССР, в 26 км от Нахичевани по дороге в Ереван, на глинистых гипсоносных склонах, 1947, Гроссгейм, Ильинская, Кирпичников; Нахичеванская АССР, в 6 км от Джульфы к сев.-востоку, 1956, Егорова, Цвелев, Черепанов. 725 (LE).
10. *Leontice ewersmannii* Bunge. Каракумы, песчаные холмы, Базилевская, 60 (LE).
11. *Leontice incerta* Pall. Южный Казахстан, Вост. Бетпак-Дала, западное побережье оз. Балхаш, вблизи поселка Мын-Арал. По солонцам, 1949, Голоскоков; побережье зап. Кумсуат (с.-з. Аральского моря) в 2 км юго-вост. гор Актау. На плато. 1968, С. Жилин, Н. Снигиревская (LE).
12. *Leontice leontopetalum* L. Attica. Heldreich, 1844. (LE).
13. *Mahonia hypoleuca* Takeda. China, 1893, G. Potanin. (LE).
14. *Podophyllum hexandrum* Royle. China occidentalis, Terra Tangutorum (prov. Kansu), 1872, N. M. Przewalsky 352 (LE).

ЛИТЕРАТУРА

Архангельский Д. Б., А. Л. Тахтаджян. (1972). Морфология пыльцевых зерен *Leontice* L., *Gymnospermium* Spach и близких родов семейства *Berberidaceae*. Бот. ж., 57, 8. — Тахтаджян А. Л. (1970). О роде *Gymnospermium* Spach. Бот. ж., 55,8. — Хромосомные числа цветковых растений. (1969). — Airy Shaw H. K. (1965). Diagnoses of new families, new names, etc., for the 7-th edition of

Willis's Dictio nary. Kew Bull., 18, 2. — Janchen E. (1949). Die systematische Gliederung der Ranunculaceen und Berberidaceen. Denkschriften. d. Acad. d. Wiss. math.-naturw. Klasse, 108, 4. — Prantl K. (1891). *Berberidaceae*. In: Engler u. Prantl. Die natürlichen Pflanzenfamilien, 3(2). — Spach M. É. (1839). Histoire naturelle des Végétaux, 8. — Stearn W. T. a. D. A. Webb. (1964). *Berberidaceae* in «Flora Europaea», 1.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 15 XII 1971).

УДК 581.162+581.143 : 582.998

В. Б. Волкович

СООТНОШЕНИЕ ПОЛОВ И ОСОБЕННОСТИ РОСТА РАЗНОПОЛЫХ ОСОБЕЙ *ANTENNARIA DIOICA* L.

С 4 рисунками

V. B. VOLKOVICH. SEX DISTRIBUTION AND GROWTH PECULIARITIES IN DICLINOUS INDIVIDUALS OF *ANTENNARIA DIOICA* L.

Исследования проводились в равнинных и высокогорных сосняках и пустошных лугах альпийского пояса. Выявлено стабильное преобладание в популяциях кошачьей лапки женских особей, что объясняется распространением у нее апоспории, ведущей к образованию семян с женской потенцией. Отмечается более высокий уровень ксерофитности и психрофитности у мужских особей и отсутствие угнетающего влияния плодоношения на рост женских растений.

Соотношение полов у двудомных видов растений определяет пыльцевой режим их в фитоценозах, сказывается на степени обеспеченности женских особей своей пыльцой, а следовательно, на интенсивности семенного размножения вида. В то же время изучение соотношения полов и особенностей разнополых особей тесно связано с проблемой определения и наследования пола у растений.

На необходимость накопления фактического материала по соотношению полов у растений и дальнейшего изучения этого вопроса указывали разные исследователи (Розанова, 1935; Минина, 1960; Джапаридзе, 1963, и др.). Однако пока специальных работ очень мало. Большинство авторов, так или иначе сталкивавшихся с соотношением полов у растений, отмечают случаи отклонения его от соотношения 1 : 1. Причины отклонений указываются разные: различная требовательность мужских и женских растений к влажности почвы (Колелишвили, 1937; Родионенко, 1945; Иванова, 1949; Калмыков, 1952; Полякова, 1962; Щипанова, 1966; Волкович, 1966а), различная устойчивость их к засоленности почвы (Шахов, 1956), разная конкурентная способность (Сукачев, 1953) и некоторые другие.

Для древесных двудомных видов можно считать установленным более высокий уровень ксерофитности мужских особей, как фактор, влияющий на соотношение полов. Значение ксерофитных условий в формировании соотношения полов было показано для *Pistacia vera* и *P. mutica*, *Ficus carica*, *Populus nigra*, *P. diversifolia*, *P. tremula*. У всех этих видов в засушливых условиях численность женских особей заметно снижается.

Аналогичных сведений по травянистым растениям нет, если не считать указания В. Н. Наугольных (1945) на бо́льшую ксерофитность женских особей у *Melandrium album*. Считается, что у травянистых растений соотношение мужских и женских особей колеблется в довольно широких пределах (Минина, 1960). В то же время имеются данные о преобладании женских особей в популяциях конопли, хмеля, щавеля *Rumex acetosa*, дремы белой, крапивы и о преобладании мужских особей у спаржи (Sprecher, 1913; Рыжков, 1936; Медведев, 1958).

Объекты и методика исследований

Предметом настоящих исследований явилось соотношение полов у кошачьей лапки *Antennaria dioica* (L.) Gaertn. — двудомного растения из сем. сложноцветных. Одновременно с соотношением полов изучался сравнительный рост разнополых особей путем измерения высоты генеративных побегов, а также определялось число соцветий на них. Исследования проводились летом 1969 г.

Кошачья лапка активно размножается вегетативно, как и большинство двудомных растений-многолетников. Очевидно, что затрудненность опыления (по сравнению с однодомными и гермафродитными растениями) является одной из причин широкого распространения и высокой активности вегетативного размножения среди двудомных видов. В результате многие из них произрастают клонами. При образовании клона у цветковых растений различают вегетативное разрастание (т. е. появление новых особей, непосредственно связанных подземными органами с материнским растением и друг с другом) и собственно размножение, т. е. полное отделение образовавшихся особей от материнского растения и друг от друга. Причем у некоторых видов (черника, брусника, толокнянка и др.) клон образуется только путем разрастания и фактически представляет собой разросшуюся семенную особь. Так же образуется и большинство клонов кошачьей лапки, разрастание происходит с помощью очень тонкого корневища. Только в редких случаях здесь наблюдается отделение укороченных лежачих побегов друг от друга. Границы отдельных клонов определялись по их пространственной обособленности и по половой принадлежности генеративных побегов, которые часто располагались в конце ветвления корневища. Правда, при доминировании кошачьей лапки в травяном покрове пространственная обособленность клонов была выражена более слабо, но число клонов и тогда хорошо определялось по полу генеративных побегов.

Соотношение полов определялось как по числу клонов, так и по числу генеративных побегов. Последнее соотношение характеризует пыльцевой режим вида в фитоценозе, однако истинным соотношением полов будет соотношение по числу клонов (или, что то же самое, по числу семенных особей), так как именно оно отражает действие генетического определяющего пол механизма.

Кошачья лапка широко распространена по равнине европейской части Советского Союза. Наиболее обычными местами ее произрастания здесь являются сосновые леса на сухих и свежих песчаных почвах, где она нередко входит в состав видов-индикаторов сообществ. На Кавказе кошачья лапка встречается только в высокогорных сосняках и на пустошных лугах альпийского пояса.

Приводим описания пяти объектов нашего исследования фитоценозов с участием *Antennaria dioica* в различных природных зонах.

Объект 1. Сосновые леса на всхолмленной равнине в Литовской ССР (лесничество «Дольна» Неменчинского лесхоза).

Растительный покров обследованного участка (12 га) представляет собой комплекс типов леса, состоящий из фрагментов сосняка-черничника (около 40% площади), сосняка-брусничника (около 40%) и сосняка-беломошника (около 20%) с незначительными вкраплениями вдоль лесных дорог сосняка-верещатника. Преобладают глубокие песчаные свежие почвы. Средний состав древостоя 8—9 С, 2—1Б+Е. Ель кое-где образует редкий второй ярус. Полнота древостоя 0.7—0.8. Возраст сосны 100—120 лет. В подлеске широко распространен можжевельник обыкновенный, встречается рябина. Везде, кроме сосняка-беломошника, хорошо выражен покров из зеленых мхов. В сосняке-черничнике кошачья лапка представлена в травяно-кустарничковом ярусе единично, в сосняке-брусничнике и сосняке-беломошнике встречается спорадически. Остальные виды этого яруса обычны для данных типов леса.

Учет велся по ходовым линиям, отстоящим друг от друга на 5 м, т. е. практически были учтены все цветущие клоны *Antennaria*; нецветущие клоны составили не больше 5%.

Объект 2. Высокогорные сосновые леса в Кабардино-Балкарии (Эльбрусское лесничество Баксанского мехлесхоза). Высота над уровнем моря 1800 м. Тип леса: сосняк антеннариево-ястребинковый Pinetum antennario-hieraciosum (Ежкина, Кос, 1959).

Этот тип леса не имеет полных аналогов в равнинных сосновых лесах и обычно включается в группу типов леса «сосняки кустарниковые» (Нечаев, 1960), близкую к сложным борам равнин. Он занимает небольшие участки на относительно пологих (до 10—15°) склонах. Наиболее характерной чертой его является преобладание в травяном ярусе кошачьей лапки и *Hieracium pilosella*, к которым присоединяются *Potentilla erecta*, *Veronica caucasica*, *V. officinalis*, *V. gentianoides*, *Ranunculus caucasicus*, *R. raddeanus*, *Fragaria moschata*, *Goodyera repens* и некоторые другие виды. Много злаков, среди которых нужно отметить *Poa nemoralis*, *P. trivialis*, *P. alpina*, *Festuca ovina*, *F. sulcata*. Моховой ярус представлен отдельными небольшими пятнами. В редком подлеске — *Juniperus oblonga* и *J. sabina*, *Rosa spinosissima*, *R. pulverulenta*, *Rubus buschii*. Древостой С, ед. Б. Полнота древостоя 0.6—0.7, возраст сосны 100—120 лет. Почва мелкая (20—30 см), каменистая, супесчаная, свежая, подстилается комплексом кристаллических пород.

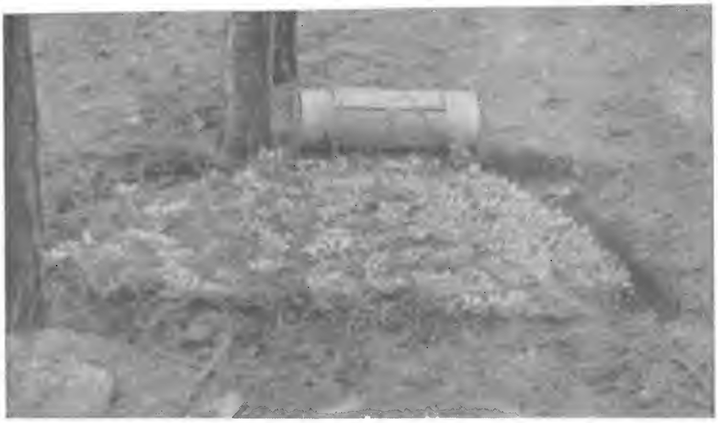


Рис. 1. Мужской клон *Antennaria dioica* в антеннариево-ястребинковом сосняке; 1800 м над ур. м.

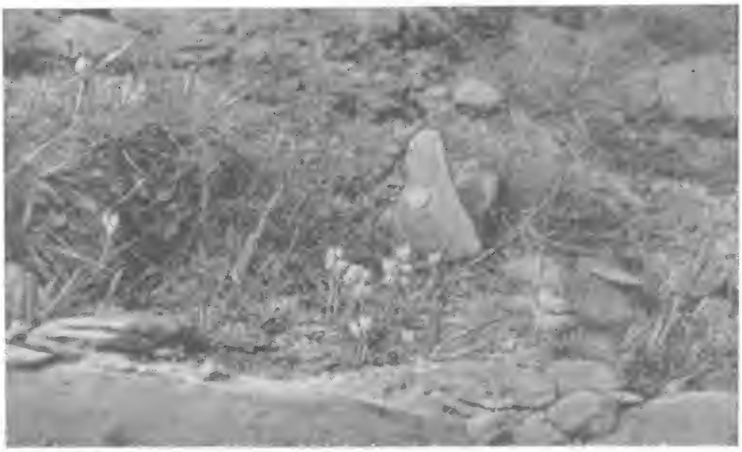


Рис. 2. Женский клон *Antennaria dioica* на пустошных лугах, 3500 м над ур. м. (на заднем плане 15-копеечная монета).

Учет кошачьей лапки проводился на таксационном выделе площадью около 1 га с хорошо выраженными естественными границами, расположенном на пологом (10—12°) северо-западном склоне.

Объект 3. Те же условия произрастания, что и на объекте 2, но полнота древостоя 0.4. Пробная площадь на юго-западном склоне (10°) размером 0.8 га имела естественные границы (рис. 1).

Объект 4. Сосняк скальный в Эльбрусском лесничестве.

Для этого типа леса характерна сильная изреженность древостоя, состоящего из чистой сосны (полнота 0.1—0.4), слабая выраженность других ярусов сообщества и приуроченность к каменистым осыпям и скалам в самых верхних районах распространения сосны. Почвы первичные горно-лесные скелетные, очень мелкие (не больше 10 см), расположены на небольших террасах и в трещинах скал. Сосняк скальный, близок к северным лишайниковым соснякам (Нечаев, 1960).

Пробная площадь с естественными границами размером 0.4 га расположена на южном склоне 35—40° на высоте 2300 м над ур. м. Полнота древостоя 0.3, возраст сосны 60 лет, средняя высота 10—12 м (V бонитет). Подлесок отсутствует. Напочвенный покров сильно изрежен и представлен небольшими пятнами лишайников и мхов. Среди немногих цветковых растений, кроме кошачьей лапки, были отмечены *Poa nemoralis*, *Festuca varia*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Sempervivum pumilum*, несколько видов *Saxifraga*, *Empetrum caucasicum*.

Объект 5. Пустошные луга на Кавказе близ Эльбруса. Маршрутное изучение кошачьей лапки было проведено на северном склоне горы Чегет на высоте 3200—3500 м над ур. м. Крутизна склона 40—45°. Почвы горнолуговые, мелкие (до 10 см), пятнистые, чередующиеся с участками каменистых осыпей и скал. Высота травостоя 3—15 (30) см, проективное покрытие 30—50%. В травостое (рис. 2) пустошные виды-психрофиты сочетаются с альпийскими видами. Из психрофитов, кроме кошачьей лапки, здесь были отмечены *Nardus glabriculmis*, *Festuca supina*, *Cobresia schoenoides*, *Carex tristis*, *Dryas caucasica*, *Sibbaldia parviflora*. Из представителей альпийских лугов можно отметить *Poa alpina*, *Zerna variegata*, *Festuca varia*, *Alopecurus glacialis*, *Phleum alpinum*, *Carex meinshauseniana*, *Astragalus alpinus*, *Vicia caucasica*, *Ranunculus oreophilus*, *Potentilla divina* и др. В большинстве своем это виды, встречающиеся на щебнистых участках альпийских лугов. Обследованная площадь на этом объекте составила около 5 га.

Результаты исследования и обсуждение

Как видно из табл. 1, в абсолютном большинстве случаев у кошачьей лапки наблюдалось преобладание женских особей как по числу клонов, так и по числу генеративных побегов. Преобладание женских цветоносных побегов над мужскими вызывает дефицит пыльцы в популяциях этого растения, дефицит иногда усугубляется тем, что большинство разнополых клонов находится на значительном удалении друг от друга. Как показали наблюдения в Лит. ССР, только 29 женских клонов (30% от всех учтенных) произрастали в непосредственной близости от мужских и, следовательно, находились в относительно благоприятных условиях опыления.

Затрудненность полового размножения частично компенсируется не только вегетативными, но и апомиксическими формами размножения. У *Antennaria dioica* распространена апоспория и не исключена возможность нередуцированного партеногенеза, который обнаружен у многих других видов рода *Antennaria* (Поддубная-Арнольди, 1964).

Апоспория, естественно, может иметь место только у женских особей, так как связана с образованием зародышевого мешка из вегетативных клеток семяпочки (без редукционного деления) и с его последующим партеногенетическим развитием. Следовательно, из семян, образовавшихся апоспорическим путем, могут развиться только женские особи, независимо от того, какой пол у кошачьей лапки гетерогаметен, а какой гомогаметен. Поэтому именно апоспория является, на наш взгляд, одной из главных причин преобладания женских особей в популяциях кошачьей лапки.

Нам неизвестны данные о конституции половых хромосом у *Antennaria dioica*, но можно допустить, что у нее гетерогаметен мужской пол, как и у абсолютного большинства двудомных видов покрытосемянных. Тогда еще одной причиной преобладания женских особей может быть более быстрый рост пыльцевых трубок у пыльцы с X-хромосомой, чем у пыльцы с Y-хромосомой, как это отмечалось Корренсом (Correns, 1928) для *Melandrium album*.

Соотношение полов по числу клонов в разных условиях произрастания не остается одинаковым; прослеживается определенная закономерность: участие мужских клонов заметно возрастает от равнинных сосняков к высокогорным и от последних к пустошным лугам. Это несомненно связано с изменением экологической обстановки. В частности, большую роль играет возрастающая сухость почвы и, как следствие, снижение ее плодородия. Хотя почвы горных сосняков по количеству мелкозема и влагоемкости близки к почвам равнинных боров, но значительно мень-

ТАБЛИЦА 1

Соотношение полов и некоторые признаки мужских и женских особей *Antennaria dioica* L.

Номер объекта наблюдений	Женские особи					Мужские особи					Отношение числа женских особей к мужским	
	число клонов	число генеративных побегов	среднее число генеративных побегов в клоне	средняя высота генеративных побегов (в см)	среднее число соцветий на 1 генеративном побеге	число клонов	число генеративных побегов	среднее число генеративных побегов в клоне	средняя высота генеративных побегов (в см)	среднее число соцветий на 1 генеративном побеге	по числу клонов	по числу генеративных побегов
1	96	516	5.4	20.4	4.6	62	308	5.0	13.3	4.8	1.5 : 1	1.7 : 1
2	130	306	2.3	15.4	4.4	99	311	3.1	9.6	4.5	1.3 : 1	1 : 1
3	111	436	3.9	12.5	4.1	92	515	5.6	7.8	4.8	1.2 : 1	0.8 : 1
4	29	89	3.1	11.2	4.1	31	54	1.7	7.0	4.0	0.9 : 1	1.6 : 1
5	65	287	4.4	5.9	3.0	59	231	3.9	4.5	3.3	1.1 : 1	1.2 : 1
По всем объектам	431	1634	3.8	14.0	4.2	343	1419	4.4	8.7	4.4	1.26 : 1	1.15 : 1

шая мощность, развитая скелетность и расположение на склонах делают их в целом более сухими. К тому же большая часть осадков выпадает здесь в виде ливней, интенсивность которых очень велика (до 100 мм за один ливень). При таком режиме осадков значительную часть вегетационного периода почвы остаются совсем сухими, о чем свидетельствуют и очень слабое развитие мохового покрова, и преобладание в травяном ярусе таких выраженных ксерофитов, как *Antennaria dioica* и *Hieracium pilosella*.

Пустошные луга в целом увлажнены лучше горных сосновых лесов, но, как известно, здесь имеет место высокая физиологическая сухость почвы, связанная с ее постоянно низкой температурой.

Исходя из вышесказанного, одной из причин увеличения численности мужских особей кошачьей лапки на наших объектах следует считать их большую по сравнению с женскими ксерофитность и психрофитность. Женские особи проявляют большую требовательность к влажности и плодородию почвы на фоне общего высокого уровня олиготрофности и ксерофитности, свойственного кошачьей лапке.

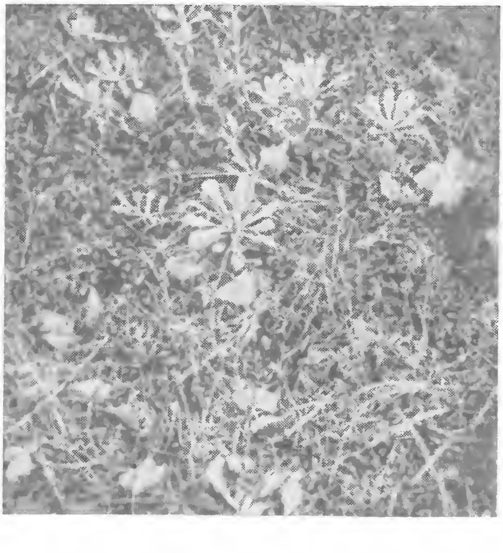


Рис. 3. Женский клон *Antennaria dioica*, произрастающий на покрове из зеленых мхов в сосняке черничном (объект 1).

В равнинных сосновых борах наблюдались отдельные женские клоны, произраставшие на моховом покрове (рис. 3). В то же время в сосняке скальном и на пустошных лугах встречались мужские клоны, растущие прямо на скалах (рис. 4), что также является подтверждением более высокой ксерофитности и олиготрофности мужских особей.

Среди горных объектов более глубокие, с более высокой влагоемкостью и плодородием почвы подстилают сосняки антеннариево-ястребинковые, и это сразу сказывается на увеличении женских клонов в популяциях кошачьей лапки.

П. Ф. Медведев (1958) причиной изменения соотношения полов у *Urtica dioica* считает изменения условий опыления, которые в свою очередь зависят от климатической обстановки. Ухудшение условий опыления ведет к увеличению числа мужских растений.

Безусловно, механизм обратной связи может иметь место при формировании соотношения полов у растений так же, как это показано для животных. В наших исследованиях тоже проявилось его действие.

В равнинных сосняках, как уже отмечалось, осадков выпадает несколько меньше, чем в высокогорных (400—600 мм против 700—800 мм в год), и распределение их в течение вегетационного периода более равномерное.

Рис. 4. Мужской клон *Antennaria dioica*, произрастающий на камне на 5-м объекте, 3200 м над ур. м. (на заднем плане 15-копеечная монета).

Это создает здесь более благоприятные условия для опыления, несмотря на более редкое расположение клонов. В высокогорных сосняках особенно затрудняют опыление ливневые дожди, нередко приходящиеся на период цветения кошачьей лапки. На пустошных лугах несомненно самые неблагоприятные условия для опыления. Здесь оно затруднено не столько редким расположением клонов, сколько частыми туманами и низкими температурами воздуха. Таким образом, на наших объектах одновременно с возрастанием сухости почвы имеет место ухудшение условий опыления, и совместное действие этих факторов обусловливает увеличение участия мужских растений в популяциях кошачьей лапки.

Но, очевидно, не всегда эти два фактора будут оказывать одинаковое влияние на формирование соотношения полов. В других условиях произрастания обильные дожди, ухудшающие опыление и ведущие к увеличению числа мужских особей, в то же время могут увеличивать влажность почвы и способствовать увеличению числа женских особей. Тогда совместное действие этих факторов будет направлено на формирование численного равновесия полов.

При сравнительном изучении размеров разнополых особей растений получались разные результаты. Для древесных видов отмечались большие размеры мужских растений (Якушенко, 1958; Ромедер и Шёнбах, 1962; Farmer, 1964; Царев, 1969). Объяснялось это обычно угнетающим действием процесса плодоношения на рост женских растений. Для осины, однако, было установлено, что только очень обильное плодоношение сказывается отрицательно на росте и развитии женских деревьев, а в остальных случаях размеры деревьев осины не связаны с их полом (Волкович, 1966б).

Среди травянистых двудомных растений сравнительно более высокие женские особи отмечались В. Н. Наугольных (1945) для щавеля кислого и П. Ф. Медведевым (1958) для крапивы двудомной. В то же время известно, что, например, мужские особи конопли превосходят по высоте женские, хотя и уступают им в толщине стебля.

Высота цветоносных побегов кошачьей лапки во всех случаях оказалась большей у женских растений, и этот признак показал очень тесную связь с полом особей.

ТАБЛИЦА 2

Статистические показатели измерения высот генеративных побегов *Antennaria dioica* L.

Номер объекта	Пол	n	$M \pm m$	σ	P (в %)	t_d	$\sigma_{♀} - \sigma_{♂}$
1	♀ ♂	96 62	20.4±0.50 13.3±0.40	4.9 3.1	2.4 3.0	10.9	1.8
2	♀ ♂	130 99	15.4±0.40 9.6±0.28	4.5 2.8	2.6 2.9	11.8	1.7
3	♀ ♂	111 92	12.5±0.36 8.8±0.22	3.8 2.1	2.9 2.8	11.2	1.7
4	♀ ♂	29 31	11.2±0.49 7.0±0.30	3.7 2.3	6.0 5.8	5.3	1.4
5	♀ ♂	65 59	5.9±0.16 4.5±0.14	1.3 1.1	2.7 2.1	6.6	0.2

Коэффициент достоверности разности (t_d) между средними высотами мужских и женских генеративных побегов на всех объектах значительно превосходит минимально допустимое значение, равное 3.0 (табл. 2). Довольно высокие показатели точности (P) говорят о достаточной надежности результатов. Обращает на себя внимание, что высоты генеративных побегов женских растений на всех объектах варьируют в бо́льших пределах, чем высоты мужских, что выражается в разности между средними квадратичными отклонеными (σ). В этом проявляется бо́льшая чувствительность женских особей к изменению экологической обстановки и прежде всего к разнице во влажности почвы и в световом режиме на конкретных участках произрастания отдельных клонов (в микроклиматических и микропочвенных условиях). Некоторое влияние, возможно, здесь оказывает и различная интенсивность плодоношения. Только нивелирующее действие суровых условий альпийского пояса резко уменьшает величину средних квадратичных отклонений и разницу между амплитудами варьирования высот мужских и женских генеративных побегов.

В равнинных сосняках высота мужских генеративных побегов составляет в среднем 65%, в высокогорных сосняках — 62%, а на пустошных лугах — 76% от высоты женских. Резкое сокращение разницы в высотах мужских и женских генеративных побегов на пустошных лугах также объясняется суровостью экологической обстановки альпийского пояса, которая, как известно, вообще обусловливает значительное уменьшение высоты травостоя и, в частности, оказывает нивелирующее действие на высоту разнополых генеративных побегов кошачьей лапки. Кроме того, это связано с лучшей приспособленностью мужских особей к существованию в условиях физиологической сухости почвы.

Высота как мужских, так и женских цветоносных побегов уменьшается с увеличением высоты над уровнем моря (от 1-го объекта к 5-му), что также связано с увеличением суровости условий произрастания. Этим же объясняется и некоторое уменьшение числа соцветий на 1 генеративном побеге. Среднее число соцветий на побеге в одних и тех же условиях можно считать одинаковым у женских и мужских растений. Наконец, при прочих равных условиях высота генеративных побегов уменьшается с уменьшением густоты древостоя, что особенно хорошо видно на примере 2-го-и 3-го объектов и что вполне закономерно для светолюбивой кошачьей лапки.

Выше говорилось, что клоны кошачьей лапки являются разросшимися особями семенного происхождения. Следовательно, размеры мужских и женских растений характеризуются не только высотой генеративных побегов, но и площадью, занимаемой клоном. В равнинных сосняках нами проводилось измерение площадей клонов с точностью до 1 дц². Средняя площадь женского клона составляла 28 дц², мужского 22 дц². Однако четкой связи этого признака с полом растений обнаружить не удалось (t_d=1.0), так как он сильно варьирует в пределах каждого пола.

Не обнаружил такой связи и признак числа генеративных побегов в одном клоне. Можно только отметить, что среднее число генеративных побегов в клоне на 1-м, 4-м и 5-м объектах было бо́льшим у женских, а в антеннариево-ястребинковом типе леса (2-й и 3-й объекты) — у мужских особей.

Выводы

1. В популяциях *Antennaria dioica* всегда преобладают женские особи. Объясняется это прежде всего тем, что у кошачьей лапки наравне с половым размножением распространена апоспория, в результате которой образуются семена только с женской потенцией.

2. В равнинных сосняках число женских клонов превышало число мужских в среднем на 50%, в высокогорных сосняках — на 20%, на пустошных лугах альпийского пояса — на 10%.

Одной из основных причин увеличения участия мужских особей в популяциях кошачьей лапки в указанном направлении (с ухудшением условий произрастания) является их более высокий, чем у женских особей, уровень ксерофитности и психрофитности, а также ухудшение условий опыления.

3. Мужские цветоносные побеги кошачьей лапки всегда были более низкорослыми по сравнению с женскими. В равнинных сосняках высота мужских генеративных побегов составила в среднем 65%, в высокогорных сосняках 62% и на пустошных лугах 76% от высоты женских. Площади клонов не обнаружили четкой связи с полом растений.

Следовательно, угнетающее действие плодоношения на рост женских особей, имеющее место при определенных условиях у древесных растений, отсутствует у кошачьей лапки, а судя по литературным данным, не наблюдается и у большинства травянистых многолетних двудомников.

ЛИТЕРАТУРА

Волкович В.Б. (1966а). О соотношении мужских и женских клонов и деревьев осины в лесах Ленинградской области. Лесной ж., 2. — Волкович В. Б. (1966б). Сравнительные размеры мужских и женских деревьев осины. Матер. научно-технич. конференции, II. — Джапаридзе Л. И. (1963). Пол у растений. I. — Ежкина А. Н., Ю. И. Кос. (1959). К характеристике видового состава растений ущелья Адыл-Су Эльбрусского района КБАССР. Уч. зап. КБГУ, сер. с. х. и биолог., 6. — Иванова А. В. (1949). К вопросу возобновления фисташки в Армении. ДАН Арм. ССР, 10. — Калмыков С. С. (1952). Фисташники Казахстана — неиспользованный резерв природных богатств. Лесное хозяйство, 2. — Колелишвили М. (1937). Освоить туркменский инжир. Сов. субтропики, 12. — Медведев П. Ф. (1958). О хозяйственно-биологических особенностях двудомных растений *Urtica dioica* L. Бот. ж., 43, 12. — Минина Е. Г. (1960). Определение пола у лесных древесных растений. Тр. Инст. леса, 47, 2. — Наугольных В. Н. (1945). О половом диморфизме двудомных растений. ДАН СССР, 49, 4. — Нечаев Е. А. (1960). Лесные богатства Кабардино-Балкарии. — Поддубная-Арнольди В. А. (1964). Общая эмбриология покрытосеменных растений. — Полякова А. И. (1962). Определение пола у тополя черного по морфологическим признакам. Н.-и. работы молодых ученых. Всесоюзн. НИИ агролесомелиорации, г. Волгоград. — Родионенко Г. И. (1945). Биологические особенности туранги *Populus diversifolia* Schrenk. Сов. бот., 6. — Розанова М. А. (1935). Проблема пола у высших растений. В кн.: Теоретические основы селекции растений, I. — Ромедер Э., Г. Шёнбах. (1962). Генетика и селекция лесных пород. — Рыжков В. Л. (1936). Генетика пола. — Сукачев В. Н. (1953). О внутривидовых и межвидовых взаимоотношениях среди растений. Сообщ. Инст. леса, 1. — Царев А. П. (1969). Половой диморфизм осины. Лесоведение, 2. — Шахов А. А. (1956). Солеустойчивость растений. — Щипанова А. В. (1966). К биологии фисташки *Pistacia mutica*. Бот. ж., 51, 8. — Якушенко И. К. (1958). Отличительные признаки пола у тополя канадского. Бюлл. научно-технич. информ. (БелНИИЛХ), 3, Гомель. — Correns C. (1928). Bestimmung, Vererbung und Verteilung des Geschlechts bei den höhren Pflanzen. Handb. Vererbungwissenschaft, II. — Farmer R. (1964). Sex radio and sexrelated characteristics in lastern cottonwood. Silve genet., 13, 4. — Sprecher A. (1913). Recherches sur la variabilité des sexes chèz *Cannabis sativa* L. et *Rumex acetosa* L. Ann. d. Sci. nat. Botanique, 17.

Кабардино-Балкарский
госуниверситет,
г. Нальчик.

(Получено 2 III 1971).

УДК 581.331.2 : 582.949.2 (571.56)

К. В. Белкина

О ДИМОРФИЗМЕ ПЫЛЬЦЫ РАСТЕНИЙ СЕМ. *LABIATAE* ИЗ ЯКУТИИ

С 4 таблицами рисунков (*см. вклейки в конце номера*)

K. V. BELKINA. ON THE DIMORPHISM OF POLLEN IN PLANTS OF THE FAMILY *LABIATAE* FROM YAKUTIA

В статье рассматривается вопрос о диморфизме пыльцы якутских губоцветных. При изучении морфологии пыльцы губоцветных был обнаружен диморфизм пыльцевых зерен по размерам десяти видов, принадлежащих к пяти родам (*Schizonepeta multifida* (L.) Briq., *S. annua* (Pall.) Schischk., *Dracocephalum nutans* L., *Origanum vulgare* L., *Thymus serpyllum* L., *T. asiaticus* Serg., *T. glacialis* Klok., *T. extremus* Klok., *Lycopus maackianus* (Maxim.) Kom. и *Mentha austriaca* Jacq.). Приводятся данные по исследованию пыльцы в цветках мутовок вдоль соцветия, а также данные по пыльце из удаленных местонахождений по ареалу. Дается анализ имеющихся сведений по диморфизму и полиморфизму пыльцевых зерен.

При изучении морфологии пыльцы якутских губоцветных был обнаружен диморфизм пыльцы, проявляющийся в размерах зерен у десяти видов из пяти родов: *Schizonepeta multifida* (L.) Briq., *S. annua* (Pall.) Schischk., *Dracocephalum nutans* L., *Origanum vulgare* L., *Thymus serpyllum* L., *Th. asiaticus* Serg., *Th. glacialis* Klok., *Th. extremus* Klok., *Lycopus maackianus* (Maxim.) Kom., *Mentha austriaca* Jacq.

Полиморфизм и диморфизм пыльцы были отмечены многими ботаниками и палинологами. Однако едва ли не первым на это явление обратил внимание Ч. Дарвин, указавший на то, что у гетеростильных растений встречаются пыльцевые зерна различной величины — крупные и мелкие.

Убедительный пример диморфизма пыльцевых зерен, связанного с гетеростилией, рассматривается в работе Т. Г. Суровой (1969). Ею была исследована пыльца видов сем. *Plumbaginaceae*. Диморфизм пыльцы свинчатковых проявляется в структуре экзины: рисунок экзины крупносетчатый (форма А) и рисунок мелкосетчатый (форма В). У длинностолбиковых цветков поверхность рылец зернистая, а в пыльниках этих цветков образуется пыльца формы А. У короткостолбиковых цветков того же вида поверхность рылец сосочковидная, а пыльники содержат пыльцу формы В. Это, очевидно, показывает на глубокую биологическую сущность этого явления, связанного с приспособлением к насекомоопылению.

Ван Кампо (Van Campo, 1966) и А. А. Чигуряева (1968, 1969) отмечали внутривидовой диморфизм пыльцевых зерен по размерам у пыльцы ветроопыляемых растений, в частности у некоторых видов *Ephedra* L.

Диморфизм пыльцы ветроопыляемых растений представляет особый интерес, поэтому мы специально исследовали препараты пыльцы четырех видов *Ephedra*: *E. glauca* Regel em. Pachom., *E. intermedia* Schrenk et Mey., *E. strobilacea* Regel и *E. distachya* L.

Было отмечено, что у большинства этих видов наблюдается значительный процент деформированных зерен (измятых, пустых, иногда сильно варьирующих в размерах). Деформация пыльцы *E. intermedia* достигает 71% (табл. I, *2,3*), у *E. strobilacea* — 41%, *E. distachya* — 32% и у *E. glauca* 10—20% (табл. I, *1*). Большой процент деформированных зерен свидетельствует, несомненно, о гибридной природе образцов. Интересно заметить также, что при небольшом проценте деформации пыльцевые зерна почти все одинаковой формы — длиннополярноосевые.

В работе Стивса и Баргурна (Steeves a. Barghoorn, 1959), изучивших 42 вида эфедры, констатируется большая изменчивость размеров пыльцы, наблюдающаяся почти у всех исследованных видов. Размер пыльцевых зерен, например *E. distachya* L., колеблется от 40.0 до 66.5 мкм, у *E. intermedia* — от 34.0 до 65.0 мкм и так далее у большинства видов.

М. Г. Пахомова, которая специально занималась систематикой рода *Ephedra*, отмечает следующее: «Гибридная природа видов *Ephedra* проявляется не только в промежуточности морфологических признаков растений, но и при анализе пыльцы: среди нормально развитых зерен встречается много мелких, недоразвитых, а также неразделившихся. Пыльца различна и по морфологии: одни зерна приближаются по строению к *E. strobilacea*, другие — к *E. intermedia*, большинство же имеют промежуточные признаки — у них нередко рядом с участком со сближенными ребрами и неразветвленным швом прорастания (подобно тому как у *E. strobilacea*) можно встретить широкую бороздку с разветвленным швом прорастания (боковые шовики лишь 1-го порядка, как и у *E. intermedia*)» (Пахомова, 1969 : 704).

Все эти данные отчетливо указывают на влияние гибридизации, на значительную изменчивость размеров и даже на различие структуры пыльцевых зерен. Так что изменчивость пыльцы ветроопыляемой эфедры не следует относить к внутривидовому диморфизму. По-видимому, внутривидовой диморфизм пыльцы связан только с насекомоопылением.

В недавно вышедшей статье Г. Э. Гроссета (1971) отмечается большой полиморфизм пыльцы в разных группах покрытосемянных растений. Автор справедливо указывает, что по двум-трем исследованным образцам пыльцы нельзя составлять палинологическую характеристику вида, нужно изучить как можно большее число образцов. Однако по тексту его статьи создается впечатление, что изменчивость пыльцы очень значительна. На самом же деле изменчивость пыльцы при отсутствии гибридизации видов не так уж и велика. Дикорастущие виды имеют довольно определенные размеры пыльцевых зерен, но не так просто обстоит дело с растениями культивируемыми. В статье Г. Э. Гроссета приводятся как раз примеры культурных растений (рожь, пшеница, подсолнечник, кукуруза). Практика пыльцевого анализа и изучение морфологии пыльцы многих семейств покрытосемянных показывают, что размеры пыльцы имеют, как правило, некоторое отклонение от средних размеров в большую или в меньшую сторону, но при учете всех остальных морфологических признаков определение пыльцы до вида вполне возможно.

Нами исследована пыльца всех губоцветных, произрастающих в Якутии (17 родов, 35 видов), однако диморфизм обнаружен только среди шестибороздных пыльцевых зерен, которые, по цитологическим данным Лейтнера (Leitner, 1942), являются трехъядерными. Изменчивость пыльцы губоцветных, по всей вероятности, связана с какими-то отклонениями в строении цветка.

Дарвин (1848) в главе о гинодиэцичных растениях[1] писал: «Виды, относящиеся к рассматриваемому классу, которые я назвал гинодиэцичными, встречаются среди различных, весьма друг от друга отдаленных семейств, но (как было давно отмечено ботаниками) они значительно более обыкновенны среди *Labiatae*, чем в какой-либо другой группе. Такие случаи были отмечены мною в отношении *Thymus serpyllum* и *Th. vulgaris*, *Satureia hortensis*, *Origanum vulgare* и *Mentha hirsuta*; другие исследователи отмечают их у *Nepeta glechoma*, *Mentha vulgaris*, *M. aquatica* и у *Prunella vulgaris*. У двух последних, согласно Г. Мюллеру, женская форма встречается редко. К перечисленным видам необходимо добавить еще *Dracocephalum moldavica*, *Melissa officinalis*, *M. uclinopodium* и *Hyssopus officinalis*. У двух последних растений женская форма также, по-видимому, является редкой» (Дарвин, 1948 : 223). Надо отметить, что мы обнаружили диморфную пыльцу как раз у тех родов, которые отмечены Дарвином.

---

[1] Виды состоят из гермафродитных и женских особей, не имеют мужских особей и редко обнаруживают тенденцию к двудомности.

ТАБЛИЦА 1

Данные исследования пыльцы из разных частей соцветия *Dracocephalum nutans* L.

Номер мутовки (вверх по соцветию)	Процент пыльцевых зерен		Процент деформации пыльцевых зерен
	коротрополярно-осевые	длиннополярно-осевые	
I[1]	86	14	Все зерна нормально развиты
II	79	21	То же
III	Единичные пыльцевые зерна[2]		
IV	59	41	15
V	70	30	10
VI	62	38	6
VII	Единичные пыльцевые зерна		

Бразильские палинологи Матос и Мелхем (Matos a. Melhem, 1966), изучавшие губоцветные, отмечали полиморфизм пыльцы в этом семействе. Пытаясь объяснить это явление, они исследовали пыльцу в разных мутовках соцветия, от самой нижней до верхней, и составили график изменчивости. Результаты показали, что пыльцевые зерна *Hyptis macrosiphon* Briq. проявляют тенденцию к удлинению полярной оси последовательно снизу вверх по всему соцветию. На основании этих фактов Матос и Мелхем связывают изменчивость размеров пыльцевых зерен с возрастом цветка.

Нами также была изучена пыльца *Dracocephalum nutans* и *Schizonepeta multifida* из цветков каждой мутовки, вдоль всего соцветия. При этом выявлялся процент деформированной пыльцы, а также процентное соотношение коротко- и длинноплярноосевых пыльцевых зерен (табл. 1, 2).

ТАБЛИЦА 2

Данные исследования пыльцы из разных частей соцветия *Schizonepeta multifida* (L.) Briq.

Номер мутовки (вверх по соцветию)	Процент пыльцевых зерен			Процент деформированных пыльцевых зерен
	коротко-полярно-осевые	сфероидальные	длинно-полярно-осевые	
I	Единичные пыльцевые зерна			
II	63	8	29	4
III	67	13	19	6
IV	Единичные пыльцевые зерна			
V	»	»	»	
VI	48	18	34	10
VII	44	13	43	3

---

[1] Цифрой «I» отмечена самая нижняя мутовка, далее мутовки последовательно пронумерованы вверх по соцветию.

[2] Единичные пыльцевые зерна от 3 до 37 встречены в цветках тех мутовок, на которых было по 1—2 цветка.

ТАБЛИЦА 3

Данные о диморфных пыльцевых зернах губоцветных Якутии (средние размеры и пределы колебаний)

Вид	Экваториальный диаметр		Полярная ось			Скульптура	Исследованный образец
	короткополярноосевые	длиннополярноосевые	короткополярноосевые	сфероидальные	длиннополярноосевые		
1. *Schizonepeta multifida* (L.) Briq.	30.0×25.8 (30.0×25.2—31.2×26.4)	28.2 (27.6—28.8)	25.8 (25.2—26.4)	33.6 (32.6—34.8)	33.6 (32.6—34.8)	Равномерно мелкобугорчатая	Горный район, Алас Булгунняхтах, 1954, А. А. Пермякова
2. *S. annua* (Pall.) Schischk.	24.8×21.9 (24.0×20.4—25.2×22.8)	24.6×22.2 (24.0×21.6—25.2×22.8)	23.6 (22.8 24.0)	—	27.0 (26.4—27.6)	Мелкобугорчато сетчатая	Тувинская обл., р. Улу-Хем, 11 VII 1946, К. А. Соболевская
3. *Dracocephalum nutans* L.	31.2 (30.0—32.4)	40.2×36.6 (39.6×37.2—40.9×36.0)	28.8 (27.6—30.0)	—	38.0 (37.2—38.4)	То же	Ленский р-н., р. Нюя, 22 VII 1963, Тырылгина; Верхне-Вилюйский район, р. Вилюй, 1960, В. М. Усанова; Пензенская губ., пос. Абреково, 3 VI 1917, А. И. Введенский; Ср. Урал, г. Свердловск, 20 VI 1940, К. Н. Игошина
4. *Origanum vulgare* L.	30.6×25.5 (30.0×24.0—31.2×26.4)	36.5×29.0 (36.0×27.6—37.2×31.2)	30.0 (28.8—32.4)	—	33.6 (32.4—34.8)	Равномерно мелкосетчатая	Забайкалье, Байкал, 28 VII 1915, Ю. Цинзерлинг; Куйбышевская обл., р. Волга, № 361, 5 VII 1951, С. В. Юзепчук; Крым, р. Альма, 10 VII 1918, Гугали
5. *Thymus serpyllum* L.	33.0 (32.4—33.6)	43×35.4 (42.0×34.8—44.0×36.0)	31.3 (30.0—32.4)	—	38.2 (38.0—38.4)	То же	Ленский район, р. Нюя, VI 1963, Тырылгина; Ср. Урал, р. Чусовая, 8 VIII 1957, К. Н. Игошина, М. М. Сторожева; Смоленская губ., д. Жарки, 24 VII 1926, Н. Савич
6. *T. asiaticus* Serg.	28.2×24.6 (27.6×24.0—28.8×25.2)	31.8×25.8 (31.2×25.2—32.4×26.4)	29.6 (28.8—30.0)	—	35.4 (34.8—36.0)	» »	Хакассия, р. Сон, 11 VI 1966, И. Нейфельд, Г. Кононова
	30.4 (30.0—31.2)	—	29.6 (29.2—30.0)	27.0 (26.0—27.6)	—	» »	
7. *T. glacialis* Klok.	—	30.4×26.7 (30.0×26.4—31.2×27.6)	—		31.8 (31.2—32.4)	Мелкосетчатая	Верхоянский район, р. Яна, 10 VI 1944, В. А. Шелудякова; Верхоянский район, Верхоянск, 7 VII 1913, И. М. Михайлова
8. *T. extremus* Klok.	31.1×28.4 (30.0×26.4—32.2×30.0)	32.8×28.8 (32.4×27.6—33.2×28.8)	29.6 (28.8—30.4)	—	32.6 (31.2—33.6)	Равномерно мелкосетчатая	Булунский район, р. Оленек, 9 VIII 1960, Н. М. Фокин; Бухта Тикси, 29 VI 1955, И. Д. Кильдюшевский, В. В. Петровский
9. *Lycopus maackianus* (Maxim.) Kom.	28.2 (27.6—28.8)	29.4 (28.8—30.0)	25.2 (24.0—26.4)	—	31.2 (30.0—32.4)	То же	Оленекский район, р. Лена, 6 VIII 1952, М. Н. Караваев
10. *Mentha austriaca* Jacq.	33.0 (32.4—33.6)	37.6×31.2 (36.0×30.0—38.4×32.4)	29.6 (28.3—30.0)	—	36.8 (36.0—38.8)	» »	Кобяйский район, р. Лена, пос. Тас-Тумус, 92/1, 27 VII 1962, Е. Р. Труфанова

В цветках всех мутовок соцветия обнаружена пыльца с короткой полярной осью, от 44 до 86% от общего количества пыльцы. Заметим, что наблюдается незначительное увеличение числа пыльцевых зерен с длинной полярной осью вверх по соцветию. Однако нами не выявлено никакой особой последовательности (от нижних мутовок к верхним), как отмечали это Матос и Мелхем.

При изучении явления диморфизма мы исследовали пыльцу видов из различных и сравнительно удаленных друг от друга местонахождений. Оказалось, что во всех препаратах исследованных образцов встречаются диморфные пыльцевые зерна.

Данные по диморфизму пыльцы якутских губоцветных приведены в сводной табл. 3.

У *Schizonepeta multifida* обнаружена триморфная пыльца: пыльцевые зерна этого вида сплющенно-эллипсоидальные, сфероидальные и эллипсоидальные (табл. II, *8—10*, *13—15*). У *Thymus asiaticus* среди шестибороздной пыльцы встречено 16% четырехбороздных пыльцевых зерен (табл. I, *4—11*). У остальных видов диморфизм пыльцы строго выдержан (табл. II, *1—7*, *12*, *16*; табл. III, *1—15*; табл. IV, *1—15*.)

ЛИТЕРАТУРА

Гроссет Г. Э. (1971). О палинологическом обосновании видовой самостоятельности несуществующего палеоэндема донецкой лесостепи *Casparrinia donetzica* Dubovik. Бюл. МОИП, Отд. биол., 76, 4 : 88—99. — Дарвин Ч. (1948). Различные формы цветков у растений одного и того же вида. В кн.: Дарвин Ч., соч., 7 : 31—251. — Пахомова М. Г. (1969). К систематике рода *Ephedra* (по поводу работ Ю. Д. Соскова и В. А. Никитина). Бот. ж., 54, 5 : 697—705. — Сурова Т. Г. (1969). Морфология пыльцы семейства *Plumbaginaceae* Juss. Автореф. диссерт. на соиск. уч. ст. канд. биол. наук, М. : 1—23. — Чигуряева А. А. (1968). О внутривидовом диморфизме пыльцы. Уч. зап. Ульян. гос. унив., 32, 3: 67—74. Чигуряева А. А. (1969). Диморфизм пилку ефедри (*Ephedra* L.). Україн. бот ж., 26, 1 : 101—104. — Leitner J. (1942). Ein Beitrag zur Kenntnis der Pollenkörner der Labiatae. Österreichische botanische Zeitschrift, Wien : 29—40. — Matos M. E. R. a. T. S. Melchem. (1966). Pollen grains of plants of the «Cerrado» XIV — *Labiatae*. An. da Acad. Brasileira de Ciências, 38, 2 : 315—326. — Steeves M. W. a. E. S. Barghoorn. (1959). The pollen of Ephedra J. of the Arnold Arboretum, XL, 3 : 221—255. — Van Campo. (1966). Variations polliniques intraflorales. Adansonia N. S., 6, f. 1 : 55—64.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 4 V 1972).

УДК 581.1 : 581.2 : 552.47

Ю. С. Смирнов, Р. Р. Ахметов и М. Я. Школьник

О НЕКОТОРЫХ ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЧИНАХ, ЛЕЖАЩИХ В ОСНОВЕ СЕРПЕНТИНОМОРФОЗОВ

С 4 рисунками

YU. S. SMIRNOV, R. R. AKHMETOV AND M. YA. SHKOLNIK.
ON SOME PHYSIOLOGICAL CAUSES OF SERPENTINOMORPHOSES

Статья является продолжением исследований по выяснению физиологических причин серпентиноморфозов. Учитывая, что тератологические изменения вызываются нарушениями митозов, ответственных за заложение и развитие органов, выяснялось влияние избытка никеля, характерного для серпентинитовых почв, на деление клеток и структурное состояние хроматина. Показано, что высокие концентрации никеля в питательном растворе вызывают снижение митотической активности в меристематических клетках корня *Vicia faba* L. и определенные изменения в структурном состоянии ядерного хроматина *Helianthus annuus* L., заключающиеся в переходе части его из диффузного состояния в конденсированное. Влияние избытка никеля на растение обнаруживается и в изменении характера связи РНК с белками в составе рибонуклеопротеидных структур, которое проявляется в уменьшении соотношения свободных и связанных с белками фосфатных групп РНК.

На основании литературных и собственных данных авторы приходят к заключению, что возникновение серпентиноморфозов связано с нарушением деления клеток, одной из причин чего является изменение в структурном состоянии хроматина (в сторону его конденсирования).

По литературным данным (Сторожева, 1954; Макарова, 1960; Петрунина, 1965, и др.) известно, что высокое содержание хрома, кобальта и особенно, никеля в серпентинитах и продуктах их выветривания обусловливает появление тератологических изменений у растений, получивших название серпентиноморфозов, которые издавна привлекают внимание ботаников. Серпентинитовая растительность встречается как в нашей стране, так и в различных странах Европы, Азии и Африки (Rune, 1953; Whittaker, 1954; Петрунина, 1965; Игошина, 1966; Парибок и Алексеева-Попова, 1966).

До сих пор исследователи занимались в основном описанием серпентиноморфозов, не затрагивая физиологических механизмов, лежащих в их основе. В предыдущей статье М. Я. Школьника и Ю. С. Смирнова (1970), посвященной этому вопросу, была сделана попытка подойти к выяснению физиологических причин серпентиноморфозов, а также морфологических изменений, вызываемых высокими концентрациями бора. На основе полученных экспериментальных данных авторы пришли к заключению, что одной из таких причин может быть значительное повышение активности рибонуклеазы, которое, как известно, обнаруживается под влиянием различных внешних воздействий на организм, в том числе высоких концентраций никеля, ведущих к появлению терат. А высокоактивная рибонуклеаза, по данным А. Джурана с сотрудниками (Jurand и др., 1962) и Т. М. Простаковой (1968), ведет к разрушению ядрышка, ответственного за подготовку клетки к делению (Gaulden, Perry, 1958), и вследствие этого к аномалиям митозов.

В литературе имелись многочисленные доказательства в пользу того, что тератологические изменения у растений являются результатом нарушения образовательной деятельности меристемы, ответственной за формирование и развитие органов. Сейчас нет сомнений в том, что существует прямая связь между тератологическими изменениями и нарушением нормального хода митоза.

М. Я. Школьником и Ю. С. Смирновым (1970) было высказано предположение, что нарушения в делении клеток при появлении тератологических изменений, вызванных действием высоких концентраций микроэлементов, могут быть обусловлены не только разрушением ядрышка в связи с активацией рибонуклеазы, но и нарушениями в структурном состоянии хроматина клеточных ядер. Это предположение основывалось как на работе В. Г. Конарева (1966) и других авторов, показавших,что клеточная дифференциация тесно связана с состоянием и активностью ядерного хроматина, так и на имеющихся данных о том, что ряд внешних воздействий, как недостаток бора, высокие концентрации физиологически активных веществ (2.4—Д, кинетин, гиббереллин) и засоление, оказывают существенное влияние на фукциональную активность хроматина клеточных ядер (Конарев, Елсакова, 1965; Конарев, 1966; Милицкая, 1969; Ахметов, 1970; Шерстнев, Шнеер, 1970; Конарев и др., 1971; Школьник и др., 1972).

В связи с вышеизложенным возникает вопрос, как влияет избыток никеля на деление клетки и структурное состояние хроматина клеточного ядра, а также на характер связи РНК с белками в рибонуклеопротеидных структурах клетки. Изучение этих вопросов нам казалось особенно важным для выяснения физиологических причин серпентиноморфозов.

Методика

Объектами исследования служили *Vicia faba* L. и *Helianthus annuus* L. Растения выращивались по методу водной культуры на полном питательном растворе Кнопа на фоне бора без никеля (контроль) и с избытком никеля (никелевый вариант) при естественном освещении. Никель вносился в питательную среду непосредственно перед посадкой растений в дозе 2.5 мг/л, вызывающей тератологические изменения.

Митотическая активность в клетках меристемы кончика корня конских бобов, выращиваемых в течение 4 дней на растворе с избытком никеля, подсчитывалась на временных давленых препаратах. Кончики корня размером 5—6 мм фиксировали по Карнуа и окрашивали реактивом Шиффа. Статистическая обработка полученных данных проведена разработанным Р. Б. Стрелковым (1966) методом вычисления доверительных интервалов средних арифметических величин с помощью таблиц. Для биохимического и люминесцентно-цитохимического анализа брались 8 и 11-дневные проростки (считая со дня замачивания семян) при проявлении явных признаков ингибирования ростовых процессов, обусловленных избытком никеля.

Показателями структурного состояния хроматина служили: 1) соотношение диффузного и конденсированного хроматина в клеточном ядре; 2) характер свечения и спектры флуоресценции комплекса хроматин—акридиновый оранжевый после обработки срезов рибонуклеазой.

Состояние цитоплазматической РНК оценивалось по изменению соотношения свободных и связанных с белками фосфатных групп РНК.

Клеточные ядра выделялись из корней 8-дневных проростков по методу Ро и Чипчейза (Rho, Chipchase, 1962), модифицированному в Отделе биохимии и цитохимии БФАН СССР (Курамшин и др., 1967). Разделение хроматина на диффузную и конденсированную фракции проводили обработкой препаратов клеточных ядер на ультразвуковой установке (Frenster и др., 1963) с последующим центрифугированием. Соотношение диффузного и конденсированного хроматина определялось по содержанию ДНК во фракциях. Количество ДНК определялось по реакции Дише с дифениламином (Конарев, Тютерев, 1970).

Для флуоресцентного анализа структурного состояния хроматина клеточного ядра и определения состояния цитоплазматической РНК точки роста стебля и кончики корней 8- и 11-дневных проростков подсолнечника фиксировались реактивом Беккера. Дальнейшая процедура приготовления блоков и срезов проводилась согласно общепринятой гистологической схеме. Толщина срезов равнялась 10 микронам.

Для люминесцентно-цитохимического анализа постоянные препараты готовились по методике В. Г. Конарева и Л. С. Сердюк (1967). В качестве флуорохрома использовался акридиновый оранжевый (АО). Препараты изучались как визуально (в микроскопе МЛ-3), так и с помощью спектральной насадки СПО-1. Спектры флуоресценции фотографировались и фотометрировались на микрофотометре МФ-4.

Изучение состояния РНК в клетке проводилось методом, описанным Р. Р. Ахметовым и В. Г. Конаревым (1967), в основе которого лежит представление о том, что связывание основных красителей, в частности пиронина Ж, обусловливается свободными фосфатными группами РНК. Интенсивность базофилии определялась на микрофотометре МФ-4 и выражалась в оптических единицах.

В таблице приводятся данные по влиянию высоких концентраций никеля на клеточное деление клеток корня *Vicia faba* L.

Митотический индекс (МИ) клеток корня *V. faba* L.
под воздействием высоких доз никеля
(в %, среднее из 5 повторностей)

Вариант опыта	Количество исследуемых клеток	МИ	$Д_г$[1]
Контроль (без никеля) . . .	1000	10.5±1.3	6.9÷14.1
Опыт (с избытком никеля) .	1000	4.4±0.2	3.9÷4.9

Как видно из таблицы, высокие концентрации никеля вызывают уменьшение количества делящихся клеток более чем в 2 раза по сравнению с контрольными растениями.

В результате опытов по прямой количественной оценке соотношения диффузного и конденсированного хроматина путем озвучивания изолированных препаратов клеточных ядер нами было установлено, что относительное содержание диффузного хроматина в клеточных ядрах проростков контрольного варианта составило 37.2%, в ядрах проростков никелевого варианта — 31.4%. Сходные результаты быи получены нами методом флуоресцентного анализа.

Анализ кривых люминесценции (рис. 1—2) показывает, что максимум флуоресценции комплекса хроматин—АО в ядрах эмбриональных клеток точек роста стебля и кончиков корней проростков контрольного варианта (без никеля) лежит в длинноволновой области спектра (600—620 нм). По литературным данным, флуоресценция в длинноволновой области спектра, сохраняющаяся после обработки срезов рибонуклеазой, характерна для клеточных ядер, содержащих относительно больше диффузного хроматина (Конарев, Тютерев, 1970). У проростков, выращенных при избытке никеля, клеточные ядра после флуорохромирования АО люминесцируют с максимумом свечения в области 530—535 нм, т. е. под 'влиянием избытка никеля люминесценция клеточных ядер с АО в длинноволновой области спектра значительно ослабляется. Это показывает, что высокая концентрация никеля в питательном растворе вызывает переход части диффузного хроматина в конденсированное состояние.

---

[1] $Д_г$ доверительные границы среднего арифметического (Стрелков, 1966).

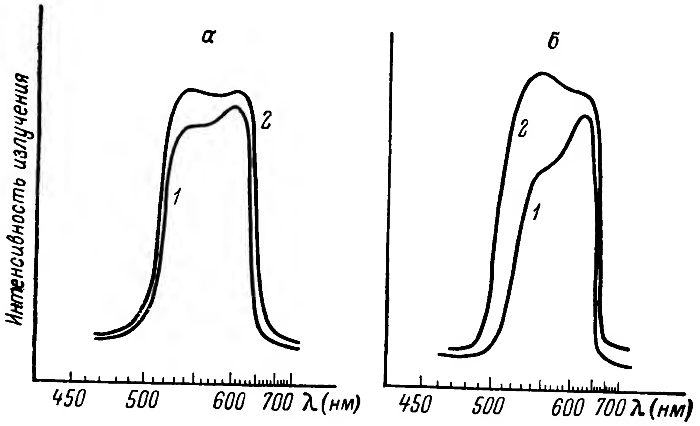


Рис. 1. Спектры люминесценции клеточных ядер точек роста стебля проростков *Helianthus annuus* L.

1 — контроль; *2* — опыт (+Ni); *а* — 8-дневные проростки; *б* — 11-дневные.

Приведенные данные свидетельствуют о том, что высокие концентрации никеля в питательном растворе, как и другие ингибирующие факторы (Фаттахова и др., 1970; Конарев и др., 1971; Школьник и др., 1972), вызывают некоторую инактивацию ядерного хроматина.

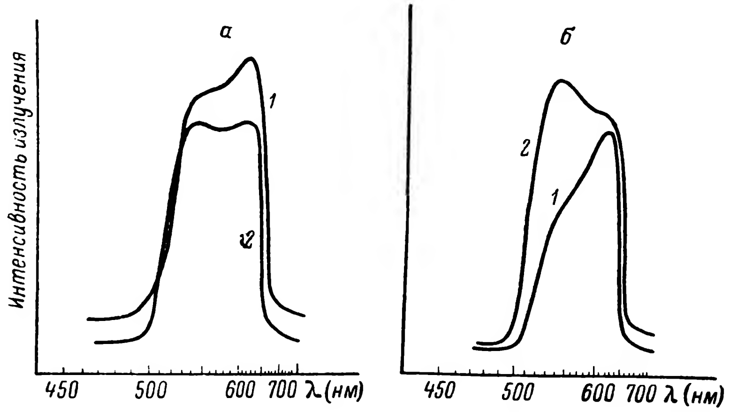


Рис. 2. Спектры люминесценции клеточных ядер меристемы кончиков корней проростков *Helianthus annuus* L.

1 — контроль; *2* — опыт (+Ni); *а* — 8-дневные проростки; *б* — 11-дневные.

Оказалось, что избыток никеля вызывает заметные изменения и в характере связи РНК с белковым компонентом рибонуклеопротеидных структур клетки, что проявляется в уменьшении соотношения свободных и связанных с белком фосфатных групп РНК (рис. 3—4). Это согласуется с литературными данными о том, что в клетках, инактивированных действием различных ингибиторов, или клетках растений, находящихся в состоянии покоя, преобладают так называемые «прочные» рибонуклеопротеиды, в которых подавляющая часть фосфатных групп РНК блокирована белками (Ахметов, Конарев, 1962; Елсакова, 1964; Roychoudhury, Sen, 1964; Конарев, Елсакова, 1965; Школьник и др., 1972, и др.).

Структурные переходы хроматина и изменения в характере связи РНК с белками наблюдаются при действии на растения целого ряда внешних факторов, вызывающих тератологические изменения, такие как высокие дозы физиологически активных веществ, засоление, мутагены, антибиотики, высокие концентрации некоторых микроэлементов и т. д. В стимулирующих дозах эти факторы вызывают диспергирование хроматина и повышают относительное содержание его диффузной части в клеточном ядре, при действии ингибирующими дозами, наоборот, наблюдается конденсирование фибриллярных структур хроматина и его частичная генетическая инактивация, заключающаяся в снижении транскрибирующей активности ДНК клеточного ядра (Конарев, 1966; Ris, 1966; Ахметов и др., 1967; Арбузова и др., 1968, и др.).

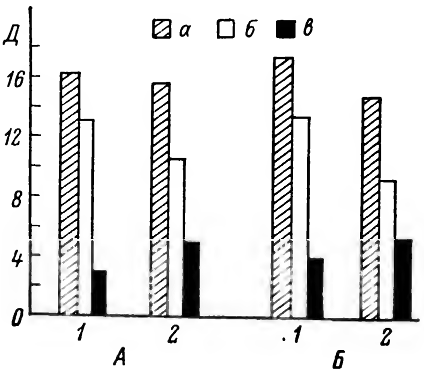


Рис. 3. Изменение соотношения свободных и связанных с белками фосфатных групп РНК в точках роста стебля проростков *Helianthus annuus* L. под влиянием высоких концентраций никеля.

А — 8-дневные проростки; Б — 11-дневные; 1 — контроль; 2 — опыт (+Ni); а — сумма свободных и связанных с белками фосфатных групп РНК; б — свободные фосфатные группы РНК; в — связанные фосфатные группы РНК.

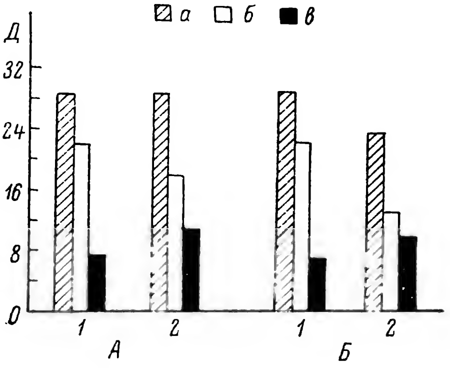


Рис. 4. Изменение соотношения свободных и связанных с белками фосфатных групп РНК в кончиках корней проростков *Helianthus annuus* L. под влиянием избытка никеля.

А — 8-дневные проростки; Б — 11-дневные; 1 — контроль; 2 — опыт (+Ni); а — сумма свободных и связанных с белками фосфатных групп РНК; б — свободные фосфатные группы РНК; в — связанные фосфатные группы РНК.

По литературным данным, структурные переходы хроматина происходят за счет присоединения или сбрасывания определенных белков (Cole, 1962; Буракаева и др., 1966; Боннер, 1967; Георгиев и др., 1967; Конарев, Буракаева, 1967).

Высокие дозы физиологически активных веществ, радиационное излучение, химические мутагены, ингибиторы синтеза нуклеиновых кислот и другие факторы наряду с эффектом конденсирования хроматина могут вызвать фрагментацию его фибриллярных структур (Resende и др., 1944; Мейсель и др., 1963; Конарев, Елсакова, 1965; Ахметов и др., 1966; Гольдштейн и др., 1966; Зеленин, 1967; Шальнов, 1967; Милицкая, 1969). Нарушение структурной целостности и элементов хроматина, как известно, приводит в дальнейшем к аномалиям митозов (Конарев, Елсакова, 1965).

Таким образом, высокие концентрации никеля вызывают уменьшение митотической активности клеток, одной из причин которого является обнаруженное конденсирование части хроматина. Наряду с этим избыток никеля существенно влияет на характер связи РНК с белковым компонентом рибонуклеопротеидных структур клетки. Возможно, что нарушения в структурном состоянии и химической организации надмолекулярных образований биополимеров, в частности дезоксирибонуклеопротеидов и рибонуклеопротеидов, лежат в основе тех тератологических изменений, которые возникают у растений, растущих в условиях избытка никеля.

ЛИТЕРАТУРА

Арбузова Г. С., И. М. Грязнова, Т. М. Морозова, Р. И. Салганик. (1968). Исследование диффузного и плотного хроматина печени крыс при нормальной индукции. Молекул. биол., 2, 3. — Ахметов Р. Р. (1970). Состояние нуклеопротеидных структур и ядерно-цитоплазматические отношения в растительной клетке. Научн. конф. по вопр. биохим. Уфа (тез. докл.). — Ахметов Р. Р., В. Г. Конарев. (1962). О связи РНК с белками клеточных структур. ДАН СССР, 146, 2. — Ахметов Р. Р., В. Г. Конарев. (1967). Определение состояния РНК в клетке. Методы исследований нуклеиновых кислот растений. — Ахметов Р. Р., В. Г. Конарев, Т. Н. Елсакова, Л. С. Сердюк, М. Ф. Крылова, Г. С. Курамшин. (1967). Состав и ультраструктура хроматина клеточного ядра гороха. В сб.: Структура и функции клеточного ядра. — Ахметов Р. Р., А. Ф. Половянюк, В. Г. Конарев. (1966). Применение электронного микроскопа в изучении молекулярной организации хроматина. Симпоз. по примен. электрон. микроскопа в ботанич. исслед. (тез. докл.), Кишинев. — Боннер Дж. (1967). Молекулярная биология развития. — Буракаева Б. Х., С. М. Сахаутдинова, М. Н. Павлова. (1966). О белках хроматина клеточного ядра. III научн. конф. по нукл. кисл. раст. (тез. докл.), Уфа. — Георгиев Г. П., Ю. В. Ильин, А. С. Тихоненко, Н. Н. Добберт, Л. Н. Ананьева. (1967). Получение и свойства хромосомных дезоксирибонуклеопротеидных комплексов. Молекул. биол., 1, 6. — Гольдштейн Б. И., В. В. Герасимова, М. Р. Медник, И. Ю. Хилобок. (1966). Влияние железа на биологические свойства ДНК. В сб.: Молекулярные основы жизненных процессов. — Елсакова Т. Н. (1964). Влияние физиологически активных веществ на нуклеиновый обмен растений. В сб.: Биология нуклеинового обмена у растений. — Зеленин А. В. (1967). Люминесцентная цитохимия нуклеиновых кислот. — Игошина К. Н. (1966). Флора и растительность на гипербазитах Полярного Урала (на примере горы Рай-Из). Бот. ж., 51, 3. — Конарев В. Г. (1966). Цитохимия и гистохимия растений. — Конарев В. Г., Р. Р. Ахметов и Ш. Я. Гилязетдинов. (1971). Некоторые предпосылки к изучению молекулярно-генетической природы гетерозиса. Сельскохоз. биол., 6, 5 : 653. — Конарев В. Г., Б. Х. Буракаева. (1967). Роль белка в регуляции структуры и функции хроматина. Научн. конф. по вопр. биохим., посвящ. 50-летию Октября, Уфа. — Конарев В. Г., Т. Н. Елсакова. (1965). Влияние некоторых физиологически активных веществ на нуклеиновые кислоты и клеточные структуры растений. В сб.: Регуляторы роста растений и нуклеиновый обмен. — Конарев В. Г., Л. С. Сердюк. (1967). Определение состояния ДНК в клетке. В сб.: Методы исследований нуклеиновых кислот растений. — Конарев В. Г., С. Л. Тютерев. (1970). Методы биохимии и цитохимии нуклеиновых кислот растений. — Курамшин Г. С., М. Н. Павлова, А. И. Смирнова. (1967). Выделение ядер из проростков гороха и их характеристика. Материалы юбилейн. научн. сессии биологов, посвящ. 50-летию Октября, Уфа. — Макарова А. И. (1960). Биогеохимические провинции, обогащенные свинцом. Тр. Биогеохим. лаб. АН СССР, 11. — Мейсель М. Н., Е. М. Брумберг, Т. М. Кондратьева, И. Я. Збарский. (1963). Флуоресцентные исследования изменений нуклеопротеидов и их дериватов в облученных клетках. В сб.: Первичные и начальные процессы биологического действия радиации. — Милицкая М. Ф. (1969). Влияние физиологически активных веществ на химический состав и структурное состояние хроматина клеточных ядер проростков гороха. Автореф. канд. диссерт., ВИР. — Парибок Т. А., Н. В. Алексеева-Попова. (1966). Содержание химических элементов в растениях Полярного Урала в связи с проблемой серпентинитовой растительности. Бот. ж., 51, 3. — Петрунина Н. С. (1965). Экология растений в районах с естественным обогащением почв тяжелыми металлами. Автореф. канд. диссерт., М. — Простакова Т. М. (1968). Изучение действия рибонуклеазы на синтез РНК в гигантских хромосомах хирономуса. Цитология, 10, 2. — Сторожева М. М. (1954). Тератологические явления у анемоны *Pulsatilla patens* (L.) Mill. в условиях никелевого рудного поля. Тр. Биогеохим. лаб. АН СССР, 10. — Стрелков Р. Б. (1966). Метод вычисления стандартной ошибки и доверительных интервалов средних арифметических величин с помощью таблицы. — Фаттахова Ф. З., А. И. Смирнова, Ш. Я. Гилязетдинов, Р. Р. Ахметов. (1970). Влияние физиологически активных веществ на соотношение диффузного и конденсированного хроматина клеточного ядра проростков гороха. Научн. конф. по вопрос. биохим. (тез. докл.), Уфа. — Шальнов М. И. (1967). Радиационно-химические повреждения ДНК in vitro и in vivo. В сб.: Нуклеиновые кислоты и биологическое действие ионизирующей радиации. — Шерстнев Е. А., В. С. Шнеер. (1970). Состав и матричная активность хроматина корней гороха при борной недостаточности. В сб.: Физиологическая роль микроэлементов у растений. — Школьник М. Я., Ю. С. Смирнов. (1970). О возможных причинах серпентиноморфозов и морфологических изменений, вызванных высокими концентрациями бора. Бот. ж., 55, 12. — Школьник М. Я., Ю. С. Смирнов и Р. Р. Ахметов. (1972). Влияние борной недостаточности на структурное состояние хроматина клеточных ядер подсолнечника. Физиол. и биохим. культ. раст., 4, 1. — Cole A. (1962). A molecular model for biological contractility: implications in chromosome structure and function. Nature, 196, 4851. — Frenster J. H., V. G. Allfrey, A. E. Mirsky. (1963). Repressed and active chromatin isolated from interphase lymphocytes. Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 50. — Jurand A., J. Gibson, G. H. Beale. (1962). The actions of RNA-se on living Paramecia. Exper. Cell Res., 26, 3. — Gaulden M. E., R. P. Perry. (1958). Influence of the nucleolus on mitosis as releaved by ultraviolet microbeam irradiation. Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 44, 6. — Resende F., A. De Lemos-Pereira, A. Cabral. (1944). Sur la structure des chromosomes dans les mitoses de meristemes radiaulaires. H1. L'action de la temperature sur la structure chromosomique. Portug. acta biol., 1, 1. — Rho J. H., M. J. Chipchase. (1962). Incorporation of tritiated citidine into ribonucleic acid by isolated pea nuclei. J. Cell biol., 14, 2. — Ris H. (1966). Fine structure chromosomes. Proc. Roy. Soc., B164, 995. — Roychoudhury R., S. P. Sen. (1964). Studies on the mechanism of auxin regulation of nucleic acid metabolism in pea internodes and coconut milk nuclei. Physiol. plant, 17, 2. — Rune O. (1953). Plant life of serpentines and related rocks in the North of Sweden. Acta Phytogeogr. Suecica, 31. — Whittaker R. H. (1954). The ecology of serpentinite soils. 1. Introduction. Ecology, 35, 2.

УДК 582.35 (479)

А. М. Аскеров и А. Е. Бобров

К СИСТЕМАТИКЕ НЕКОТОРЫХ РОДОВ ПАПОРОТНИКОВ ИЗ ТАЛЫША

A. M. ASKEROV AND A. E. BOBROV. TO THE TAXONOMY OF SOME GENERA OF FERNS FROM TALYSH

Статья содержит описания видов, подвидов, разновидностей и гибридогенных таксонов из состава родов *Dryopteris*, *Polystichum* и *Polypodium*. Установлены один новый вид, один подвид, две разновидности, два гибридогенных вида и шесть новых комбинаций.

В результате поездок в Талыш в 1968—1970 гг. А. М. Аскеровым был собран обширный гербарий по папоротникам. При обработке этого материала и ознакомлении с коллекциями гербария Ботанического института АН СССР нами было обнаружено несколько новых папоротников различного таксономического ранга, а также потребовалось внести номенклатурные изменения в названия гибридогенных таксонов.

Ниже приводятся результаты обработки материалов, относящихся к родам *Dryopteris* Adans., *Polystichum* Roth и *Polypodium* L.[1]

I. *Dryopteris* Adans. 1763, Fam. Pl. 2 : 20, 551

1. *Dryopteris pseudo-mas* (Wollast.) Holub et Pouz. 1967, Folia Geobot. Phytotax. 2 : 332. — *Lastrea pseudo-mas* Wollast. 1855, Phytol. 1 : 172.— *Dryopteris borreri* Newm. 1854, Hist. Brit. Ferns 3 : 189, nom. invalid.; Heywood 1964, Fl. Eur. 1 : 21. — *D. paleacea* (D. Don) Hand.-Mazz. 1908, Verh. Zool.-Bot. Ges. Wien 58 : 100, non (Sw.) C. Chr. 1911 (Amer. Fern Journ. 1 : 94). — *D. paleacea* (Moore) Fomin 1911, Fl. Cauc. Crit. 1 (1) : 52.— *D. mediterranea* Fomin 1934, Фл. СССР 1 : 35, nom. superfl. 2n=164.

D. pseudo-mas var. *disjuncta* (Fomin) A. Asker. et A. Bobr., comb. nov.— *D. paleacea* var. *disjuncta* Fomin 1911, Fl. Cauc. Crit. 1 (1) : 54.

D. pseudo-mas var. *subintegra* (Döll) A. Asker. et A. Bobr., comb. — nov. *D. paleacea* var. *subintegra* Döll 1857, Fl. Grossher. 1 : 27.

---

[1] Материалы по спорам этих таксонов будут опубликованы в отдельной статье.

D. pseudo-mas var. *rubiginosa* (Fomin) A. Asker. et A. Bobr., comb. nov.— *D. paleacea* var. *rubiginosa* Fomin 1911, Fl. Cauc. Crit. 1 (1) : 55.

2. *Dryopteris raddeana* (Fomin) Fomin 1911, Fl. Cauc. Crit. 1 (1) : 57. — *Nephrodium raddeanum* Fomin 1908, Вестн. Тифл. бот. сада, 12 : 8.

D. raddeana var. *talyschensis* A. Asker. et A. Bobr., var. nov. Frondes late ovatae, 100—150 cm lg., 20—30 cm lat., longe petiolatae; pinnae 15—20 cm lg., lanceolatae, valde acuminatae, ad apicem attenuatae, sursum patulae; pinnulae longe lanceolatae vel triangulatae, profunde incisae, basi utrinque auriculatae.

Typus: Talysh, Lenkoran, prope pag. Alexeevka, 25 VI 1970, fert., leg A. Askerov (BAK).

Hab. in faucibus et silvis umbrosis.

Листья широкояйцевидные, 100—150 см дл., 20—30 см шир., с длинным черешком; перья 15—20 см дл., ланцетные, сильно заостренные, к верхушке оттянутые, вверх отклоненные; перышки длинноланцетные или треугольные, по краю глубоко надрезанные, у основания с обеих сторон с ушкообразными долями.

Тип. Талыш, Ленкорань, близ сел Алексеевка, 25 VI 1970, спор., А. Аскеров (ВАК).

Обит.: в ущельях и тенистых лесах из *Quercus castaneifolia* C. A. Mey., *Parrotia persica* C. A. Mey. и *Carpinus caucasica* Grossh. *D. raddeana* нередко гибридизирует с *D. filix-mas* (L.) Schott, но уточнение ранга гибридов требует дополнительного исследования (Reichling, 1953; Döpp, 1955).

II. *Polystichum* Roth 1799, Tent. Fl. Germ. 3 (1) : 31, 69

1. *Polystichum aculeatum* (L.) Roth 1799, Tent. Fl. Germ. 3 (1) : 79. — *Polypodium aculeatum* L. 1753, Sp. Pl. : 1090. — *Polystichum lobatum* (Huds.) Chevall. 1828, Fl. Paris 2 : 108. — *Polypodium lobatum* Huds. 1762, Fl. Angl. I : 390, p. p. $2n=164$.

P. aculeatum var. *umbraticum* (Kunze) A. Asker. et A. Bobr., comb. nov. — *P. lobatum* var. *umbraticum* Kunze 1848, Flora 31 : 375.

P. aculeatum var. *subtripinnatum* (Milde) A. Asker. et A. Bobr., comb. nov. — *P. lobatum* var. *subtripinnatum* Milde 1858, Nova Acta. 26, 2 : 494; Milde 1867, Fl. Eur. : 105. — *P. lobatum* var. *auriculatum* Luerss. 1889; Farnpfl. : 336.

P. aculeatum var. *angustilobum* (Fomin) A. Asker. et A. Bobr., comb. nov. — *P. lobatum* var. *angustilobum* Fomin 1911, Fl. Cauc. Crit. 1 (1) : 83.

2. *Polystichum kadyrovii* A. Asker. et A. Bobr., sp. nov.[1]

Rhizoma crassum, longum; frondes elongato-lanceolatae, rigide coriaceae, bipinnatisectae, 110 cm lg., 15—20 cm. lat.; petiolus 20 cm lg., paleis magnis parvisque late ovatis lucide fuscis concoloribus ornatus, axis medianus paleis minutis elongato-triangulatis tectus: rachis secundaria pilis dealbato-fuscis munita; pinnae in numero 30—45 jugorum, 4—13 cm lg., 0.5—2.5 cm lat., lanceolatae, valde acuminatae, sursum patulae, ad 3—5 cm dissitae; pinnae infimae breviores, elongato-triangulatae; pinnulae sesiles, lanceolatae, elongato-lanceolatae vel rhomboideae, basi cuneatae, margine rigide aristatae, aristis longis curvatis; venatio pinnata; venis medianis fere deficientibus; venae maxima parte vulgo trifurcatae; sori rotundati, infra medium venarum secundariarum dispositi; indusia rotundata, crenata, glabra; cellulae annuli in numero 14—20.

Typus: Talysh, Lenkoran, ad austrem a silva Khanbulani, 8 VI 1970, fert., leg. A. Askerov (BAK).

Hab.: Querceto-Parrotietum.

Affinitas: Nostra species *P. aculeato* (L.) Roth proxima est, sed differt tamen lamina angustiore et minus patula, pinnae, pubescentiae et venationis characteribus, sororum dispositione atque sporis.

Корневище толстое, длинное; листья удлиненно-ланцетные, дважды перисторассеченные, 110 см дл., 15—20 см шир., жесткокожистые; черешок

20 см дл., покрыт широкояйцевидными, крупными и мелкими, светло-бурыми, одноцветными чешуями; срединная ось покрыта мелкими, удлиненно-треугольными чешуями, а вторичный рахис — беловато-бурыми волосками; перья в числе 30—45 пар, 4—13 см дл., 0.5—2.5 см шир., ланцетные, сильно заостренные, кверху отклоненные, отставленные друг от друга на 3—5 см, нижняя пара короче остальных, удлиненно-треугольная; перышки сидячие, ланцетные, продолговато-ланцетные или ромбические, с клиновидным основанием, по краю жесткоостистые, ости длинные, изогнутые; жилкование перистое, без ясно выраженных срединных жилок; жилки в большинстве трижды вильчатые; сорусы округлые, сидят ниже середины вторичных жилок; индузии округлые, по краю городчатые, голые; число клеток аннулюса 14—20.

Тип: Талыш, Ленкорань, к югу от лесного участка Ханбулани, 8 VI 1970, спор., А. Аскеров (BAK).

Обит.: дубово-железняковый лес.

Родство: наш вид ближе всего стоит к *P. aculeatum* (L.) Roth, но отличается более узкой пластинкой и вверх направленными перьями, характером опушения и жилкования, а также расположением сорусов и признаками спор.

3. *Polystichum fominii* A. Asker. et A. Bobr., hybr. nov. (*P. woronowii* Fomin × *P. aculeatum* [L.] Roth).

Frondes elongato-ovatae, bipinnatisectae, coriaceae, 80—100 cm lg., petiolus 30—40 cm lg., paleis fusco-castaneis lanceolatis capillaribus munitus; rachis primaria et secundaria paleis minutis et pilis dense tecta; pinnae lanceolatae, acuminatae, sursum patulae, ad 6—8 cm dissitae; pinnulae lanceolatae, tenuiter petiolatae, valde acuminatae, profunde dissectae, basi auriculis valde protractis praeditae, infimae elongatae, magnae, profunde incisae; venatio et dispositio sororum variae sunt.

Typus: Talysh, Astara, prope praedium, 12 XI 1970, fert., leg. A. Askerov (BAK).

Hab.: Silvae regionis montanae inferioris mediaeque in faucibus.

Листья удлиненно-яйцевидные, дважды перисторассеченные, кожистые, 80—100 см дл., черешок 30—40 см дл., покрыт буро-каштановыми, ланцетовидными и волосовидными чешуями; первичный и вторичный рахис густо покрыты мелкими чешуями и волосками; перья ланцетные, заостренные, вверх отклоненные, отставленные друг от друга на 6—8 см; перышки ланцетные, тонкочерешчатые, сильно заостренные, глубоко рассеченные, у основания с сильно вытянутыми ушками, самые нижние удлиненные, заостренные и глубоко надрезанные, крупнее остальных; жилкование и место прикрепления сорусов носят смешанный характер.

Тип: Талыш, Астара, около субтропического совхоза, 12 IX 1970, спор., А. Аскеров (BAK).

Обит.: леса нижнего и среднего горного пояса в ущельях.

4. *Polystichum* ×*safarovii* A. Asker. et A. Bobr., hybr. nov. (*P. braunii* (Spenn.) Fée × *P. setiferum* (Forssk.) Woynar × *P. woronowii* Fomin).

Rhizoma crassum, atratum; petiolus 10—15 cm lg., paleis late ovatis dealbatis fuscis triangulari-lanceolatis dense tectus; axis medianus et rachis primaria et secundaria paleis lineari-lanceolatis capillatibus rubro-brunneis tectae; laminae ovatae, bipinnatae, 30—45 cm lg., 15—20 cm lat., subtus pallide viridae, paleis linearibus dense minutae, supra atrovirentes, minus pubescentes; pinnae in numero 25—40 jugorum, 6—8 cm lg., 1—2 cm lat., elongato-lanceolatae, acuminatae, inferne basi curvatae, superne horizontales; pinnulae ovatae, obtusae, basi auricula brevi obtusa, arista tenui terminante praeditae, margine serratae, petiolatae, sub angulo recto dispositae; venatio bifurcata; sori rotundati, ad apices venarum dispositi.

Typus: Talysh, Astara, prope praedium, 1 VI 1970, fert., leg. A. Askerov (BAK).

Hab.: Querceto-Carpinieto-Alnetum regionis montanae inferioris.

Корневище толстое, черное; черешок 10—15 см дл., густо покрыт треугольно ланцетными, беловатыми и широкоовальными бурыми чешуями; срединная ось, первичный и вторичный рахис густо усажены линейно-ланцетными и волосовидными, красно-коричневыми чешуями; пластинки овальные, дважды перистые, 30—45 см дл., 15—20 см шир., на нижней стороне бледно-зеленые, густо покрыты линейными чешуями, на верхней стороне темнозеленые, слабо опушенные; перьев 25—40 пар, 6—8 см дл., 1—2 см шир., продолговато ланцетные, заостренные, в нижней половине пластинки изогнутые книзу, а в верхней части горизонтальные; перышки яйцевидные, тупые, у основания с коротким и тупым ушком, заканчивающимся тонкой остью, по краю пильчатые, черешчатые, сидят под прямым углом; жилкование 1—2-вильчатое; сорусы округлые, сидят около верхушки жилок.

Тип: Талыш, Астара, около субтропического совхоза, 1 VI 1970, спор., А. Аскеров (ВАК).

Обит.: дубово-грабово-ольховые леса нижнего горного пояса.

Этот гибридный таксон сильно отличается от родительских форм и скорее всего это результат скрещивания *P. braunii*, *P. setiferum* и *P. woronowii* с преобладанием *P. braunii* (Фомин, 1909; Tagawa, 1940; Meyer, 1960; Vida, 1966).

III. *Polypodium* L. 1753 Sp. Pl. : 108

1. *Polypodium vulgare* L. subsp. *vulgare*. — *P. vulgare* L. 1753, Sp. Pl. : 1085; Фомин 1911, Fl. Cauc. Crit. 1 (1) : 164; id. 1913, *Pteridophyta* Фл. Кавк. : 164; Гроссгейм 1939, Фл. Кавк., ed. 2, 1 : 36; Рза-заде 1950, Фл. Азерб. 1 : 40; Rothmaler und Schneider 1962, Kulturpflanze 3 : 241; Valentine 1964, Fl. Eur. 1 : 23. 2n=148.

Сюда относятся широкоизвестные разновидности — v. *commune* Milde, v. *attenuatum* Milde., v. *angustum* Hausm. и v. *rotundatum* Milde (Бобров, 1964).

P. vulgare subsp. *vulgare* var. *zuvandicum* A. Asker. et A. Bobr., var. nov.

Rhizoma breve, reptans; paleae breviter ovatae vel triangulari-elongatae, petiolus brevis, 2.5—4.5 cm. lg.; laminae pinnatae, elongato-lanceolatae vel ovatae, 5—9 cm lg., 3—4 cm lat., rigide coriaeceae; pinnae elongato-lanceolatae integerrimae vel serratae, interdum subtus convolutae in numero 6—13 jugorum, 1.5—2 cm lg., 5—7 mm lat.;venatio bifurcata; sori rotundati; celluli annuli in numero 14-20.

Typus: Zuvand, occidentem versus a pag. Dzhonu, 10 VII 1970, fert., leg. A. Askerov (BAK).

Paratypi: Zuvand, pag. Tuli, 15 VII 1970, fert., leg. A. Askerov (BAK); Zuvand, pag. Tatoni, montes Barnasar, 12 VII 1970, fert., leg. A. Askerov (LE).

Hab.: in lapidibus et saxis.

Affinitas: Nostra varietas *P. vulgaris* var. *rotundata* et *P. vulgaris* var. *angusto* proxima est, sed lamina rigidiore, numero cellularum annularum, palearum rhizomatis et pinnarum forma differt.

Корневище короткое, ползучее; чешуи короткояйцевидные или треугольно-вытянутые; черешок короткий, 2.5—4.5 см дл.; пластинки перистые, продолговато-ланцетные или яйцевидные, 5—9 см дл., 3—4 см шир., жесткокожистые; перья продолговато-ланцетные, цельнокрайние или пильчатые, иногда завернутые на нижнюю сторону, в числе 6—13 пар, 1.5—2 см дл., 5—7 мм шир.; жилкование 1—2-вильчатое; сорусы округлые; число клеток аннулюса 14—20.

Тип: Зуванд (Зувант), к западу сел. Джону, 10 VII 1970, спор., А. Аскеров (ВАК).

Паратипы: Зуванд, с. Тули, 15 VII 1970, А. Аскеров (ВАК); Зуванд, с. Татони, горы Барнасар, 12 VII 1970, спор., А. Аскеров (LE).

Обит.: на камнях, скалах.

Родство: наша разновидность близка к *P. vulgare* var. *rotundatum* и *P. vulgare* var. *angustum*, но отличается от них более жесткой консистенцией пластинки, числом клеток аннулюса, формой чешуй ризома и формой перьев.

P. vulgare subsp. *issaevii* A. Asker. et A. Bobr., subsp. nov.

Rhizoma reptans; paleae fuscae, elongato-ovatae, protracto-acuminatae, 3—7 mm lg., in medio atro-fuscae; petiolus 12—14 cm lg.; laminae pinnatae, late ovatae vel ovatae, 22—35 cm lg., 6—12 cm lat.; pinnae elongato-lanceolatae, interdum sursum curvatae, valde acuminatae, raro serratae, in numero 15—24 jugorum, 5.5 cm lg., 0.8 cm lat.; venatio 2—3 (4)-furcata, venae apice liberae, incrassatae; sori late ovati; cellulae annuli in numero 7—9.

Typus: Talysh, Lenkoran, pag. Bilasar, 12 XI 1970, fert., leg. A. Askerov (BAK).

Paratypus: Talysh, Astara, pag. Telman, 17 V 1970, fert., leg. A. Askerov (LE).

Hab.: in truncis arborum — *Pterocarya pterocarpa* (Michx.) Kunth, *Alnus subcordata* C. A. Mey., *Carpinus caucasica* Grossh.

Affinitas: Nostra subspecies habitu P. australi Fée affinis est, sed differt tamen paraphysium deficiente; a. P. vulgari var. attenuato Milde frondum forma, pinnis acuminatis, sororum forma etc. differt, P. interjecto Shivas affinis est, sed distincta frondum forma, numero cellularum annuli, sporarum magnitudine formaque.

Корневище ползучее; чешуи бурые, удлиненно-яйцевидные, вытянуто-заостренные, 3—7 мм дл., посередине темно-бурые; черешок 12—14 см дл.; пластинки перистые, широкояйцевидные или яйцевидные, 22—35 см дл., 6—12 см шир.; перья продолговато-ланцетные, иногда кверху изогнутые, сильно заостренные, по краю редкопильчатые, в числе 15—24 пар, 5.5 см дл., 0.8 см шир.; жилкование 2—3 (4)-вильчатое, жилки на концах свободные, утолщенные; сорусы широкоовальные; число клеток аннулюса 7—9.

Тип: Талыш, Ленкорань, сел. Биласар, 12 XI 1970, спор., А. Аскеров (ВАК).

Паратип: Талыш, Астара, сел. Телман, 17 V 1970, спор., А. Аскеров (LE).

Обит.: на стволах *Pterocarya pterocarpa* (Michx.) Kunth, *Alnus subcordata* C. A. Mey., *Carpinus caucasica* Grossh.

Родство: наш подвид по облику близок к *Polypodium australe* Fée, но отличается от него отсутствием парафиз; от *P. vulgare* var. *attenuatum* Milde отличается формой листьев, заостренными перьями, формой сорусов и др. Этот подвид несколько приближается к *P. interjectum* Shivas, но сильно отличается от него формой листьев, большим числом клеток аннулюса, а также формой и величиной спор (Shivas, 1962).

ЛИТЕРАТУРА

Бобров А. Е. (1964). Сравнительный морфолого-анатомический анализ видов рода *Polypodium* L. флоры СССР. Бот. ж., 49, 4 : 534—545. — Микеладзе И. А. (1967). Кавказские представители рода *Dryopteris* Adans. s. l. Тр. Инст. бот. АН ГрузССР, сер. Флора и систематика, 25, 1 : 5—58. — Тахтаджян А. Л. (1956). Высшие растения. — Фомин А. В. (1909). Обзор видов рода *Polystichum* на Кавказе. Вестн. Тифл. бот. сада, 15 : 1—40. — Фомин А. В. (1911). Обзор видов рода *Dryopteris* на Кавказе. Вестн. Тифл. бот. сада, 20 : 20—70. — Döpp W. (1955). Experimentell erzeugte Bastarde zwischen *Dryopteris filix-mas* (L.) Schott und *D. paleacea* (Sw.) C. Chr. Planta, 46 : 70. — Hahne B. (1904). Über Farnhybriden. Allgem. Bot. Zeitschr., 10 : 102—106. — Heywood V. (1964). *Dryopteris* Adans. Fl. Eur., I : 20—22. — Meyer D. E. (1960). Zur Gattung *Polystichum* in Mitteleuropa. Willdenowia, 2, 3 : 336—342. — Reichling L. (1953). *Dryopteris paleacea* (Sw.) Hand.-Mazz. et *Dryopteris*×*tavelii* Rothm. au Grand-Duche de Luxembourg et en Belgique. Bull. Soc. Bot. Belg., 86, 1 : 39—57. — Rothmaler W. (1929). Die Pteridophyten Thüringens. Mitt. Thüring. Bot. Ver. : 105—108. — Rothmaler W. u. U. Schneider. (1962). Die gattung *Polypodium* in Europa. Kulturpflanze, 3 : 234—248. — Shivas M. G. (1962). The *Polypodium vulgare* complex. Brit. Fern

Gaz., 9, 3 : 65—70. — Tagawa M. (1940). *Polystichum* of Japan, Korea and Formosa. Acta Phytotax. Geobot., 9, 3 : 119—138. — Vida G. (1966). Cytology of *Polystichum* in Hungary. Bot. Közl., 53, 2 : 137—144.

Институт ботаники
Академии наук
Азербайджанской ССР,
Баку
и
Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 3 VI 1971).

УДК 581.9 : 551.482.212 : 551.482.6 (282.255.1)

Б. Шербаев

АНАЛИЗ ФЛОРЫ ОСТАНЦОВОЙ ВОЗВЫШЕННОСТИ КУСКАНАТАУ В ДЕЛЬТЕ Р. АМУДАРЬИ

B. SHERBAYEV. ANALYSIS OF FLORA OF THE KUSKANATAU ELEVATION IN THE AMU-DARYA RIVER DELTA

В статье приведена краткая физико-географическая характеристика низкогорной останцовой возвышенности Кусканатау и дан список видов ее флоры. Проведен сравнительный анализ флоры Кусканатау с флорами других территорий (горный Мангышлак, южный Устюрт, Репетекский заповедник, стационар Когащик). На основании этого анализа сделан вывод: флора Кусканатау ближе всего к флорам южных пустынь.

Низкогорная останцовая возвышенность Кусканатау (выс. над ур. м. 138 м), в виде кряжа, простирающегося с юга-запада на северо-восток, расположена на правобережье одного из протоков дельты р. Амударьи — р. Еркиндарьи в Каракалпакской АССР. Площадь Кусканатау около 240 км^2 при наибольшей длине в 30 км. Возвышенность сложена палеогеновыми глинами с кристаллами гипса и гипсоносными песчаниками, на которых развиты солонцеватые сероземы. Растительность останцовой возвышенности Кусканатау составлена преимущественно комплексом солянково-полынной пустыни с преобладанием боялычников, полынно-боялычников с участками черносаксаульников в понижениях и черкезников на более легких почвах, кроме того, интересно наличие на самой останцовой возвышенности участков с разреженными группировками туранги. В понижениях, окаймляющих возвышенность, хорошо развита тугайная растительность.

Останцовая возвышенность Кусканатау с флористической стороны не изучена. Между тем изучение флоры этой территории представляет несомненный интерес, как теоретический, так и практический, потому что Кусканатау — один из важнейших районов круглогодичных пастбищ. С 1968 по 1971 г. нами было проведено маршрутное обследование останцовых возвышенностей Каракалпакии, в том числе Кусканатау. Собран большой гербарный материал, обрабатываемый в Ботаническом институте АН СССР (Ленинград). Предварительные результаты флористических исследований составляют предмет этой работы. В Кусканатау нами зарегистрировано 187 видов высших растений из 132 родов и 39 семейств. Для небольшой территории Кусканатау — это довольно значительная цифра. Крупнейшими семействами по составу видов здесь являются *Chenopodiaceae* (35 видов), *Compositae* (28 видов), *Cruciferae* (18 видов), *Gramineae* (15 видов), *Leguminosae* (13 видов), *Polygonaceae* (11 видов). Набор крупнейших семейств характерен для пустынных флор, равно как и значительное количество видов таких родов, как *Salsola* (10 видов), *Astragalus* (6 видов), *Polygonum* (4 вида), *Atriplex* (4 вида), *Lappula* (4 вида) и др. Из 187 видов флоры Кусканатау 110 видов — типичные пустынные растения. Преобладают среди них виды, общие для северных и южных пустынь — 57 видов. 30 видов — южные пустынные растения, например *Cryptodiscus ammophilus* Bunge, *Cutandia memphitica* (Spreng.) Benth., *Eremopyrum buonapartis* (Spreng.) Nees, *Tulipa sogdiana* Bunge, *Salsola richteri* (Moq.) Karel. ex Litv., *Ammodendron conollyi* Bunge ex Boiss., *Astragalus chivensis* Bunge, *Haplophyllum ramosissimum* Vved., *Ephedra strobilacea* Bunge и др. Среди них встречаются 8 видов растений останцов и каменисто-щебнистых пустынь, например *Asparagus turkestanicus* M. Pop., *Steptorhamphus persicus* (Boiss.) O. et B. Fedtsch., *Convolvulus hamadae* (Vved.) V. Petr. и др. и виды солончаковых и песчаных пустынь, например *Salsola micranthera* Botsch., *Paramicrorhynchus procumbens* (Roxb.) Kirp., *Eremopyrum buonapartis* (Spreng.) Nees, *Rhabdotheca korovinii* (M. Pop.) Kirp. и др. 15 видов нашей флоры более обычны для северных пустынь, среди них тоже встречаются виды как каменисто-щебнистых полынных, так и песчаных и солончаковых пустынь, например *Ceratocarpus arenarius* L., *Ceratoides ewersmanniana* (Stschegl. ex Losinsk.) Botsch. ex Ikonn., *Agriophyllum arenarium* M. Bieb., *Salsola arbusculiformis* Drob., *Anabasis brachiata* (Schrenk) Benth., *Lappula patula* (Lehm.) Aschers. и др. 51 вид связан с тугаями. Это *Populus ariana* Dode, *Sphaerophysa salsula* (Pall.) DC., *Halimodendron halodendron* (Pall.) Voss, *Glycyrrhiza glabra* L., *Tamarix pentandra* Pall., *Elaeagnus oxycarpa* Schlecht., *Apocynum scabrum* Russan. и др. 26 видов встречаются на засоленных или солончаковых бросовых землях, у дорог, на стоянках скота или в посевах (сорные). Отметим из них *Echinochloa crus-galli* (L.) Roem. et Schult., *Rumex domesticus* Hartm., *Chenopodium album* L., *Sisymbrium irio* L., *Zygophyllum fabago* L. и др. По этим данным видно, что флора останцовой возвышенности Кусканатау по составу пустынных видов ближе к южным, чем к северным пустыням, хотя основу пустынных видов составляют виды, общие и северным и южным пустыням. Флора Кусканатау была сопоставлена и с имеющимися данными по флорам южного Устюрта Ш. И. Когана (1954 г.), Репетекского заповедника О. А. Михельсона (1955 г.) (южные пустыни), пустынного стационара Когащик в Бетпак-Дале В. И. Грубова (1969 г.), горного Мангышлака У. К. Кисыкова (1955 г.) (северные пустыни).

Во флоре южного Устюрта, по Когану, зарегистрировано 313 видов растений, из них 94 вида встречаются в Кусканатау, в том числе 81 вид — пустынные растения (23 вида южных пустынь, 6 видов северных пустынь, 52 вида, общих северным и южным пустыням), тугайные 9 видов, сорные 4 вида. Отсутствуют на Устюрте 93 вида флоры Кусканатау, но из них только 23 вида останцовых и пустынных растений (8 видов южных пустынь, 6 видов северных пустынь, 9 видов, общих северным и южным пустыням). В это число также входят 25 видов сорных, 45 видов типичных тугайных, в том числе туранги и ива.

Флора Репетекского заповедника, по Михельсону, насчитывает 182 вида, из них 58 видов, общих с флорой Кусканатау, из них 44 вида свойственны пустыням (14 видов южных пустынь, 30 видов, общих северным и южным пустыням, специфических видов северных пустынь нет), тугайных 9 видов, сорных 5. В Репетекском заповеднике не встречается 129 видов флоры Кусканатау. Среди них 21 вид сорные, 48 видов тугайные, например *Polygonum nodosum* Pers., *Atriplex tatarica* L., *Roripa islandica* (Oeder) Borbás, *Sphaerophysa salsula* (Pall.) DC., *Halimodendron halodendron* (Pall.) Voss, *Astragalus contortuplicatus* L. и др. Остальные 60 видов — пустынные растения (из них 16 видов южных пустынь, 14 видов северных пустынь, 30 видов, общих северным и южным пустыням).

Флора горного Мангышлака, по Кисыкову, насчитывает 365 видов. Из них 91 вид — общих с флорой Кусканатау, в том числе 52 пустынных вида (4 вида южных пустынь, 6 видов северных пустынь, 42 вида свойственны северным и южным пустыням), 25 видов тугайных, 14 видов сорных. Но во флоре горного Мангышлака не встречается 96 видов, т. е. больше половины флоры Кусканатау. Нет главным образом 56 видов песчаной пустыни (из них 25 видов южных, 9 видов северных, 22 вида, общих северным и южным пустыням), в частности *Calligonum acanthop-*

terum Borszcz., *Ammodendron conollyii* Bunge, *Haloxylon persicum* Bunge, *Salsola implicata* Botsch., *Suaeda acuminata* (C. A. Mey.) Moq. и др. Остальные 28 видов — тугайные, 12 видов — сорные растения.

Флора стационара Когащик в Бетпак-Дале, по Грубову, насчитывает 304 вида, из них 52 вида, общих с флорой Кусканатау, в том числе 34 пустынных вида (7 видов северных пустынь, 27 видов, общих северным и южным пустыням), 11 тугайных видов, 7 сорных видов. Во флоре стационара 135 видов флоры Кусканатау не встречается, из них 78 видов пустынных растений (31 вид южных пустынь, 10 видов северных пустынь, 37 видов, общих северным и южным пустыням). Это — *Ephedra strobilacea* Bunge, *Cutandia memphitica* (Spreng.) Benth., *Eremopyrum buonapartis* (Spreng.) Nees, *Salsola paulsenii* Litv. и др. Остальные 38 видов — тугайные и 19 видов — сорные растения. Для определения среднего коэффициента общности флоры Кусканатау со сравниваемыми флорами был применен коэффициент Кульчинского (Kulczynski, 1927).

$$Q_{\text{к}}=\frac{\left(\frac{c}{a}+\frac{c}{b}\right)\cdot 100}{2},$$

где $Q_{\text{к}}$— коэффициент общности, a — число видов флоры А, b — число видов флоры В, c — число общих видов.

Сравнение выбранных локальных флор с флорой Кусканатау показывает, что ближе всего к Кусканатау флора южного Устюрта (коэффициент 40.14%) и флора горного Мангышлака (36.79%). Меньший коэффициент общности с Кусканатау имеют флоры Репетекского заповедника (31.14%) и пустынного стационара Когащик (22.45%). Причиной большей близости первых двух флор к флоре Кусканатау является преобладание в этих флорах видов, общих для северных и южных пустынь. Причины меньшей общности с флорой Репетека, это, во-первых, меньшее число видов флоры Репетека и в основном отсутствие там многочисленных тугайных и сорных видов, а также и видов северных пустынь. Флора стационара Когащик имеет наименьшую общность с флорой Кусканатау из-за отсутствия там большого числа видов южных пустынь и многих тугайных и сорных видов. В заключение приводим список видов, собранных нами на останцовой возвышенности Кусканатау.

СПИСОК ВИДОВ ФЛОРЫ КУСКАНАТАУ

Ephedraceae

1. *Ephedra przevalskii* Stapf., 2. *E. strobilacea* Bunge.

Typhaceae

3. *Typha angustifolia* L., 4. *T. pallida* Pobed.

Sparganiaceae

5. *Sparganium polyedrum* (Asch. et Gr.) Juz.

Alismataceae

6. *Alisma lanceolatum* With.

Butomaceae

7. *Butomus umbellatus* L.

Gramineae

8. *Echinochloa crus-galli* (L.) Roem. et Schult., 9. *E. oryzoides* (Ard.) Koss., 10. *Aristida karelinii* (Trin. et Rupr.) Roshev., 11. *A. pennata* Trin., 12. *Stipa richteriana* Kar. et Kir., 13. *Crypsis schoenoides* (L.) Lam.,

14. *Calamagrostis dubia* Bunge, 15. *Phragmites communis* Trin., 16. *Cutandia memphitica* (Spreng.) Benth., 17. *Aeluropus litoralis* (Gouan.) Parl., 18. *Schismus arabicus* Nees, 19. *Puccinellia gigantea* Grossh., 20. *Eremopyrum buonapartis* (Spreng.) Nees, 21. *E. distans* (C. Koch) Nees, 22. *Anisantha tectorum* (L.) Nevski.

Cyperaceae

23. *Bulboschoenus popovii* Egor., 24. *Carex physodes* M. Bieb., 25. *Heleocharis* sp.

Juncaceae

26. *Juncus gerardii* Loisel.

Liliaceae

27. *Allium sabulosum* Stev. ex Bunge, 28. *Tulipa sogdiana* Bunge, 29. *Asparagus turkestanicus* M. Pop.

Salicaceae

30. *Salix* sp., 31. *Popolus ariana* Dode, 32. *P. euphratica* Oliv.

Polygonaceae

33. *Rumex domesticus* Hartm., 34. *Rumex halaczii* Rech. f., 35. *Rumex marschallianus* Rchb., 36. *Atraphaxis spinosa* L., 37. *Calligonum acanthopterum* Borszcz., 38. *C. caput-medusae* Schrenk, 39. *C. leucocladum* (Schrenk) Bunge, 40. *Polygonum argyrocoleum* Steud., 41. *P. aviculare* L., 42. *P. nodosum* Pers., 43. *P. patulum* M. Bieb.

Chenopodiaceae

44. *Chenopodium album* L., 45. *Ch. rubrum* L., 46. *Atriplex dimorphostegia* Kar. et Kir., 47. *A. flabellum* Bunge, 48. *A. sphaeromorpha* Iljin, 49. *A. tatarica* L., 50. *Ceratocarpus arenarius* L., 51. *C. utriculosus* Bluk., 52. *Londesia eriantha* Fisch. et Mey., 53. *Ceratoides ewersmanniana* (Stschegl. ex Losinsk.) Botsch. et Ikonn., 54. *Bassia hyssopifolia* (Pall.) Volk., 55. *Corispermum lehmannianum* Bunge, 56. *Agriophyllum arenarium* M. Bieb., 57. *Suaeda acuminata* (C. A. Mey.) Moq., 58. *S. altissima* (L.) Pall., 59. *S. arcuata* Bunge, 60. *Salsola arbuscula* Pall., 61. *S. arbusculiformis* Drob., 62. *S. foliosa* (L.) Schad., 63. *S. iberica* Sennen et Pau, 64. *S. implicata* Botsch., 65. *S. micranthera* Botsch., 66. *S. nitraria* Pall., 67. *S. orientalis* S. G. Gmel., 68. *S. paulsenii* Litv., 69. *S. richteri* (Moq.) Karel ex Litv., 70. *Climacoptera lanata* (Pall.) Botsch., 71. *Horaninovia anomala* (C. A. Mey.) Moq., 72. *H. ulicina* Fisch. et Mey., 73. *Girgensohnia oppositiflora* (Pall.) Fenzl, 74. *Anabasis brachiata* (Schrenk) Benth., 75. *A. salsa* (C. A. Mey.) Benth., 76. *Haloxylon aphyllum* (Minkw.) Iljin, 77. *H. persicum* Bunge, 78. *Halimocnemis sclerosperma* (Pall.) C. A. Mey. |

Amaranthaceae

79. *Amaranthus albus* L., 80. *A. retroflexus* L.

Caryophyllaceae

81. *Silene nana* Kar. et Kir., 82. *Acanthophyllum borszczowii* Litv.

Ranunculaceae

83. *Delphinium songaricum* Nevski, 84. *Ceratocephalus falcatus* Pers., 85. *Batrachium trichophyllum* (Chaix) Vanden Bossche.

Papaveraceae

86. *Roemeria refracta* DC.

Capparidaceae

87. *Capparis spinosa* L.

Cruciferae

88. *Sisymbrium irio* L., 89. *S. loeselii* Jusl., 90. *Descurainia sophia* (L.) Webb, 91. *Roripa islandica* (Oeder) Borbás, 92. *Spirorrhynchus sabulosus* Kar. et Kir., 93. *Strigozella africana* (L.) Botsch., 94. *S. brevipes* (Bunge) Botsch.,95. *S. scorpioides* (Bunge) Botsch., 96. *Matthiola chenopodiifolia* Fisch. et Mey., 97. *Tetracme recurvata* Bunge, 98. *Leptaleum filifolium* (Willd.) DC., 99. *Lachnoloma lehmannii* Bunge, 100. *Brassica elongata* Ehrh., 101. *Lepidium latifolium* L., 102. *L. obtusum* Basiner, 103. *L. pinnatifidum* Ledeb., 104. *Cardaria pubescens* (C. A. Mey.) Jarm., 105. *Hymenolobus procumbens* (L.) Fourr.

Rosaceae

106. *Potentilla supina* L.

Leguminosae

107. *Ammodendron conollyi* Bunge, 108. *Lotus frondosus* Freyn, 109. *Sphaerophysa salsula* (Pall.) DC., 110. *Smirnovia turkestana* Bunge, 111. *Halimodendron halodendron* (Pall.) Voss, 112. *Astragalus ammodendron* Bunge, 113. *A. chivensis* Bunge, 114. *A. contortuplicatus* L., 115. *A. orbiculatus* Ledeb., 116. *A. unifoliolatus* Bunge, 117. *A. villosissimus* Bunge, 118. *Glycyrrhiza glabra* L.,119. *Alhagi pseudalhagi* (M. Bieb.) Desv.

Geraniaceae

120. *Erodium oxyrrhynchum* M. Bieb.

Zygophyllaceae

121. *Peganun harmala* L., 122. *Zygophyllum fabago* L., 123. *Nitraria schoberi* L.

Rutaceae

124. *Haplophyllum bungei* Trautv., 125. *H. ramosissimum* Vved.

Euphorbiaceae

126. *Chrozophora gracilis* Fisch. et Mey., 127. *Ch. sabulosa* Kar. et Kir., 128. *Euphorbia turczaninowii* Kar. et Kir., 129. *Cystidospermum cheirolepis* (Fisch. et Mey.) Prokh.

Tamaricaceae

130. *Reaumuria oxiana* (Ledeb.) Boiss., 131. *Tamarix hispida* Willd., 132. *T. ramosissima* Ledeb.

Elaeagnaceae

133. *Elaeagnus oxycarpa* Schlecht.

Lythraceae

134. *Lythrum nanum* Kar. et Kir.

Umbelliferae

135. *Cryptodiscus ammophilus* Bunge, 136. *Schumannia karelinii* (Bunge) Korov., 137. *Zosimia absinthifolia* (Vent.) Link.

Plumbaginaceae

138. *Limonium otolepis* (Schrenk) O. Ktze.

Apocynaceae

139. *Apocynum scabrum* Russan.

Asclepiadaceae

140. *Cynanchum sibiricum* Willd.

Convolvulaceae

141. *Convolvulus arvensis* L., 142. *C. divaricatus* Regel et Schmalh., 143. *C. hamadae* (Vved.) V. Petrov.

Cuscutaceae

144. *Cuscuta australis* R. Br., 145. *C. lehmanniana* Bunge.

Boraginaceae

146. *Tournefortia sibirica* L., 147. *Heliotropium arguzioides* Kar. et Kir., 148. *Arnebia decumbens* (Vent.) Coss. et Kral., 149. *Nonea caspica* (Willd.) G. Don, 150. *Lappula myosotis* Moench, 151. *L. patula* (Lehm.) Aschers., 152. *L. spinocarpos* (Forsk.) Aschers. ex O. Ktze., 153. *L. semiglabra* (Ledeb.) Gürke.

Labiatae

154. *Chamaesphacos ilicifolius* Schrenk.

Solanaceae

155. *Solanum nigrum* L., 156. *Lycium ruthenicum* Murr., 157. *Hyoscyamus pusillus* L.

Scrophulariaceae

158. *Dodartia orientalis* L.

Orobanchaceae

159. *Orobanche coerulescens* Steph.

Compositae

160. *Tripolium vulgare* Ness, 161. *Erigeron canadensis* L., 162. *Karelinia caspia* (Pall.) Less., 163. *Inula caspica* Blume, 164. *Xanthium strumarium* L., 165. *Paramicrorhynchus procumbens* (Roxb.) Kirp., 166. *Artemisia terrae-albae* H. Krasch., 167. *A. tournefortiana* Rchb., 168. *Mausolea eriocarpa* (Bunge) Poljak., 169. *Senecio noëanus* Rupr., 170. *Cirsium ochrolepideum* Juz., 171. *Centaurea pulchella* Ledeb., 172. *Acroptilon repens* (L.) DC., 173. *Amberboa turanica* Iljin, 174. *Carthamus gypsicola* Iljin, 175. *Scorzonera pusilla* Pall., 176. *S. sericeolanata* Krasch. et Lipsch., 177. *Epilasia acrolasia* (Bunge) C. B. Clarke, 178. *Taraxacum bicorne* Dahlst., 179. *T. comitans* S. Koval., 180. *Rhabdotheca korovinii* (M. Pop.) Kirp., 181. *Matricaria recutita* L., 182. *Sonchus asper* Hill, 183. *Lactuca serriola* Torner, 184. *L. tatarica* (L.) C. A. Mey., 185. *L. undulata* Ledeb., 186. *Steptorhamphus persicus* (Boiss.) O. et B. Fedtsch., 187. *Lagoseriopsis popovii* (Krasch.) Kirp.

ЛИТЕРАТУРА

Бондаренко О. Н. (1964). Определитель растений Каракалпакии. — Грубов В. И. (1969). Состав и анализ флоры сухостепного и пустынного стационаров. В кн.: Растительные сообщества и животное население степей и пустынь центрального Казахстана. — Кисыков У. К. (1955). Материалы к флоре горного Мангышлака. В кн.: Тр. Инст. бот. АН Каз. ССР. — Коган Ш. И. (1954). Растительность Южного Устюрта. Тр. Инст. биологии, АН Туркм. ССР, II. — Михельсон О. А.

(1955). Флористический состав Репетекского заповедника. Тр. Репетекск. песчанопустын. ст., III. — Флора Узбекистана. (1941—1962). 1—6. — Kulczynski St. (1927). Die Pflanzenassoziationen der Pieninen.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 26 VI 72).

УДК 582.33/.34+582.29]634.948 (470.23+470.331)

Ю. В. Синадский

МХИ И ЛИШАЙНИКИ ЛЕСНОГО МАССИВА ДОМА ОТДЫХА «ВАЛДАЙ»[1]

YU. V. SINADSKY. MOSSES AND LICHENS OF THE FOREST TRACT OF THE «VALDAY» HOUSE OF REST

Среди лесных массивов Валдая очень своеобразны насаждения Валдайского озерного плато. В 1937 г. здесь был создан Валдайский заповедник площадью 5432 га. Основной целью его основания было сохранение флоры и фауны этого района. Вокруг г. Валдай располагается зона отдыха и туризма. На берегу Ужинского озера находится дом отдыха «Валдай». В перспективе тут намечается создание курортно-туристского центра общесоюзного значения. Здесь чистый воздух и чистая вода озер, песчаные берега и относительно мягкий климат. Среднегодовая температура 3.8°. Среднее количество осадков 650 мм в год. Продолжительность зимы 120—140 дней. Мощность снегового покрова 40—50 см. Уровень грунтовых вод находится в пределах 1—5 м. Почвы мягкогумусные подзолистые лесные. Здесь представлена типичная растительность подзоны смешанных хвойно-широколиственных лесов с развитым подлеском.

В 1970 г. мы обследовали лесные насаждения дома отдыха «Валдай». Почти 20 лет здесь поддерживается заповедность. Территория расположена на высоте 200 м над ур. м. На возвышенности развиты лишайниковые боры с вереском, а на плохо дренированных местоположениях и склонах к оз. Ужин — сильно замшелые сосново-березовые леса. Леса (по В. Н. Сукачеву) представлены сосняком вересковым и ельником зеленомошником. Моховой покров в ельнике из блестящих мхов, а в травяном покрове встречается кислица, папоротники и плаун *Lycopodium clavatum* L. Подлеска почти нет. Есть брусника и черника. Встречается и сосняк зеленомошник с можжевельником и вереском.

Здесь произрастают сосна, ель, береза, ольха черная и осина. На возвышенности расположены рядовые культуры сосны II класса возраста. В посадках вдоль аллей произрастают клены остролистный и ясенелистный, туя, акация желтая, тополя. В подросте немногочисленна ель. Хвойные насаждения II бонитета, лиственные (береза и осина) — III, а ольха III и IV бонитета.

Характерной особенностью насаждений этого района является обильное развитие на стволах деревьев, ветвях, сучьях, на свежем валежнике и почве мхов и лишайников. Стволы сосен II—V и более высоких классов возраста на протяжении 3—5 м от основания ствола повсеместно покрыты лишайниками — *Hypogimnia physodes* Nyl., *Cladonia fimbriata* Fr., *Parmelia sulcata* Tayl. и мхами — *Dicranum scoparium* Hedw., *Mnium cuspidatum* Hedw. и др. Интересно отметить заселение лишайниками всех нижних частей стволов культур сосны II класса возраста.

---

[1] Определение мхов было проведено Л. Г. Тихомировой, а лишайников — Л. Г. Бязровым (Лаборатория биогеоценологии Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР). Автор приносит им свою глубокую благодарность.

Лишайник *H. physodes* имеет большую плотность в местах «табачных» сучков и на мертвых сучьях сосен. До высоты 60 см на стволах сосен встречаются лишайники — *Cladonia fimbriata* и *Cetraria caperata.*

Стволы елей заселены лишайниками слабее, чем у сосен. Но отмечено весьма сильное развитие *H. physodes* на ветвях 1-го и 2-го порядка в нижней части кроны. Обычно ветви заселяются лишайниками до первых охвоенных побегов. Нижняя часть стволов елей на расстоянии 20—30 см покрыта на 40—50% лишайником *Cladonia fimbriata.*

На стволах берез VII и VIII классов возраста встречается *H. physodes.* Особенно плотное покрытие этим лишайником отмечено на ольхе черной, произрастающей у уреза воды Ужинского озера. Стволы до половины высоты сплошь заселены этим лишайником.

На стволах осин в массе развиваются лишайники — *Xanthoria parietina* и *Candelaria concolor*, которые образуют кольца и пятна. Заселение идет с высоты 30—50 см от основания ствола и простирается до половины высоты дерева. Часто с лишайником *Parmeliopsis ambigua* развивается *Cetraria caperata.* Единично на стволах осин встречаются *Usnea comosa* и *Ramalina farinacea.*

В этих же насаждениях повсеместно отмечается сильная замшелость деревьев. На нижних частях стволов елей, сосен и осин на протяжении 20—30 см от поверхности земли встречаются мхи — *Dicranum scoparium*, *Brachythecium salebrosum*, *Anomodon viticulosus*, *Mnium cuspidatum* и др. Интересно отсутствие мхов и лишайников на стволах деревьев, обмазанных известью.

Наличие мхов и лишайников, их обильное развитие, с одной стороны, служит подтверждением чистоты окружающего лесной массив воздуха, а с другой — говорит об ослаблении деревьев. Деревья, мало заселенные мхами и лишайниками или вообще свободные от них, имеют менее угнетенный вид, более густую крону и более крупную хвою. Таким образом, лишайники и мхи являются показателями состояния дерева. Обрастание деревьев лишайниками уменьшается с уменьшением сомкнутости насаждения. Обычно на сильно заселенных мхами и лишайниками деревьях отмечено развитие вредной микофлоры: на березе — березовой губки, настоящего трутовика, на ольхе и осине — ложного трутовика, на сосне — рака-серянки и т. д.

В процессе обследования в описываемых насаждениях на площади всего около 5 га нами были выявлены следующие виды мхов и лишайников.

Мхи

1. *Anomodon viticulosus* (Hedw.) Hook. et Tayl.
2. *Brachythecium populeum* (Hedw.) B. S. G.
3. *B. reflexum* (Starke) B. S. G.
4. *B. salebrosum* (Web. et Mohr) B. S. G.
5. *Breidleria arcuata* (Lindb.) Loeske
6. *Climacium dendroides* (Hedw.) Web. et Mohr
7. *Dicranum polysetum* Mich.
8. *D. scoparium* Hedw.
9. *Hylocomium splendens* (Hedw.) B. S. G.
10. *Mnium cuspidatum* Hedw.
11. *Polytrichum piliferum* Hedw.
12. *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt.
13. *Rhytidiadelphus triquetrus* (Hedw.) Warnst.
14. *Trichocolea tomentella* (Ehrh.) Dum.
15. *Thuidium recognitum* (Hedw.) Lindb.

Лишайники

1. *Candelaria concolor* Arn.
2. *Cetraria caperata* (L.) Vain. = (*Cetraria pinastri* Müll. Arg.).
3. *Cladonia coniocraea* (Flk.) Vain.

4. *C. fimbriata* (L.) Fr.
5. *Evernia prunastri* (L.) Ach.
6. *Hypogymnia physodes* Nyl. = (*Parmelia physodes* Ach.)
7. *Lecanora subfuscata* H. Magn.
8. *L. chlarona* (Ach.) Nyl.
9. *Parmelia olivacea* Nyl.
10. *P. sulcata* Tayl.
11. *Parmeliopsis ambigua* (Wulf) Nyl.
12. *Peltigera canina* (L.) Willd.
13. *Physcia aipolia* (Ehrh.) Hampe
14. *Ph. grisea* (Lam.) A. Zahlbr.
15. *Ph. pulverulenta* (Schreb.) Hampe
16. *Ramalia farinacea* (L.) Ach.
17. *Usnea comosa* (Ach.) Röhl.
18. *Xanthoria parietina* (L.) Th. Fr.

Главный ботанический сад
Академии наук СССР,
Москва.

(Получено 25 XII 1971).

УДК 581.4 : 581.162 : 582.38+582.374+582.394

Т. К. Кутафьева

МОРФОЛОГИЯ СПОР ПЛАУНОВ, ХВОЩЕЙ И ПАПОРОТНИКОВ СРЕДНЕЙ СИБИРИ

С 1 рисунком и 4 таблицами рисунков (*табл. см. на вклейках*)

T. K. KUTAFYEVA. THE SPORE MORPHOLOGY OF *LYCOPODIUM*, *EQUISETUM* AND *FILICINAE* OF MIDDLE SIBERIA

На основании морфологического изучения спор плаунов, хвощей и папоротников дается краткое описание спор каждого из изученных видов, их микрофотографии, составлен ключ для их определения.

В настоящее время в практике спорово-пыльцевого анализа определение спор и пыльцы ведется в основном до семейства, иногда до рода и лишь редко до вида. Это объясняется малой изученностью морфологии спор и пыльцы и трудоемкостью видовых определений. В тоже время определение спор и пыльцы до вида дает надежный ключ к правильному истолкованию полученного результата пыльцевого анализа. Не вызывает сомнения, что чем меньше систематическая единица, тем у́же ее экологическая амплитуда, поэтому пыльца и споры, определенные до вида, будут являться наилучшим показателем существовавших условий.

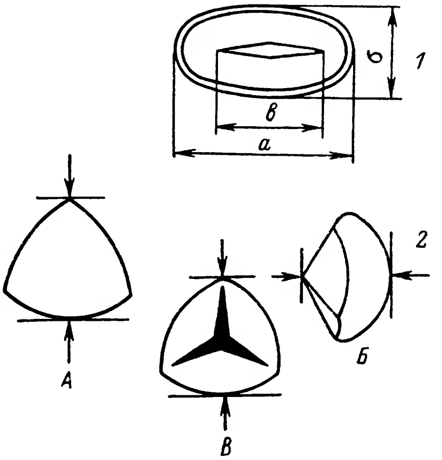


Схема измерения спор папоротников.

1 — схема измерений однолучевых папоротников; *2* — схема измерений трехлучевых спор в положении *В* и *Б*. *а* — длина, споры, *б* — ширина, *в* — длина щели.

Целью нашей работы является выяснение возможности более точного определения спор семейства плауновых, хвощовых и собственно папоротников до вида или группы видов. В работе даны краткие описания спор каждого вида, их микрофотографии, составлен ключ для их определения. Рецентную пыльцу и споры для морфологического исследования мы собирали непосредственно с цветущих и спороносящих растений, и лишь частично брали из гербарного материала. Обработка полевого материала велась ацетолизным методом Эрдтмана. При описании спор и микрофотографировании использовался микроскоп МБИ-6. Все измерения — в десятикратной повторности. Схемы измерений размеров спор показаны на рисунке.

Сем. LYCOPODIACEAE — ПЛАУНОВЫЕ

Споры семейства являются наиболее изученными в морфологическом отношении. Характеристика спор этого семейства дана А. Н. Сладковым (1951). В наших исследованиях было взято пять видов: *Lycopodium selago* L., *L. alpinum* L., *L. complanatum* L., *L. annotinum* L., *L. clavatum* L. (см. таблицу).

Размеры спор некоторых видов *Lycopodium* (в микронах)

Вид	По данным Сладкова			
	положение *В*	положение *Б*	длина петель	высота выростов
Lycopodium selago L.	32—39	22—29	—	—
L. annotinum L.	32—39	25—32	13—26	1—2
L. alpinum L.	25—38	20—32	10—12	2—4
L. complanatum L.	32,39	25—32	7	2—4
L. clavatum L.	25—36	20—32	3—5	1.5—3

Продолжение

Вид	По нашим данным			
	положение *В*	положение *Б*	длина петель	высота выростов
Lycopodium selago L.	43.2	27—29.7	—	—
L. annotinum L.	32.4—40.5	27	10.8—14	2.7—3.5
L. alpinum L.	32.4—35.1	21.6—27	8.1—10.8	2.2—5.2
L. complanatum L.	29.7—35.8	27—32	8	2—4
L. clavatum L.	27—35.1	18.9—24.3	3—5	1.5—2.7

L. selago L. — плаун баранец. Споры в положениях *А* и *В* (см. рисунок) — 43.2 мк, *Б* — 27—29.7 мк, трехлопастные, лопасти угловатые, поверхность оболочки споры ямчатая. (Табл. рис. I, *1*). Исследованные образцы: Красноярский край, заповедник «Столбы», 1965, № 1326, Нащокин.

L. alpinum L. — плаун альпийский. Споры в положениях *А* и *В* — 32.4—35.1 мк, *Б* — 21—27 мк, в очертании треугольно-округлые (положения *А* и *В*). Оболочка споры имеет сетку, заходящую на проксимальную сторону почти до лучей щели разверзания. Петли сетки различны по размерам, длина наиболее крупных достигает 10—12 мк. Сетка выдается над поверхностью оболочки на 2.2—5.2 мк. (Табл. I, *2*). Исследованные образцы: Тува, Хамсара, 1964, № 1922, Нащокин.

L. complanatum L. — плаун сплюснутый. Споры в положениях *А* и *В* — 29.7—35.8 мк, *Б* — 27—32 мк, в очертании треугольно-округлые (положения *А* и *В*). Оболочка споры имеет сетку, заходящую на проксимальную сторону почти до лучей щели разверзания. Петли сетки не сильно различаются по размерам, наиболее крупные имеют длину 7—8 мк. Над поверхностью оболочки сетка выдается на 2—4 мк. (Табл. I, *3*). Исследованные образцы: Красноярский край, район среднего течения Нижней Тунгуски, 1964, № 1184, Кутафьева.

L. annotinum L. — плаун годовалый. Споры в положениях *А* и *В* — 32.4—40.5 мк, *Б* — 27 мк, в очертании треугольно-округлые (положения *А* и *В*). Оболочка споры имеет сетку, заходящую на проксимальную сторону почти до лучей щели разверзания. Петли сетки неодинаковы по размерам, наиболее крупные неправильных очертаний, достигают

14—16 мк в длину. Сетка выдается над поверхностью оболочки на 2.7—3.5 мк (Табл. рис. I, *4*). Исследованные образцы: Красноярский край, заповедник «Столбы», 1965, Нащокин, Кутафьева.

L. clavatum L. — плаун обыкновенный или булавовидный. Споры в положениях *А* и *В* — 27—35.1 мк, *Б* — 18.9—24.3 мк, в очертании треугольно-округлые (положения *А* и *Б*). Оболочка споры имеет сетку, заходящую на проксимальную сторону и почти достигающую лучей щели разверзания. Петли сетки более или менее одинаковые по размерам, 3—5 мк. Над поверхностью оболочки сетка выдается на 1.5—2.7 мк. (Табл. I, *5*). Исследованные образцы: Красноярский край, заповедник «Столбы», 1965, Нащокин.

Сравнение результатов наших измерений спор семейства плауновых с данными А. Н. Сладкова показало, что значительных расхождений в размерах спор нет (см. таблицу). В основу морфологических показателей были взяты размеры спор в положениях *А* и *В*, *Б*. (см. рисунок).

Сем. EQUISETACEAE — ХВОЩОВЫЕ

Споры сем. *Equisetaceae* в морфологическом отношении исследованы слабо, мы изучили четыре вида хвощей.

Equisetum hiemale L. — хвощ зимующий. Споры округлые, максимальный диаметр 49 мк, минимальный 43.2 мк, покрыты пленчатым периспорием. Экзина тонкая, 1.5—1.8 мк. После химической обработки периспорий не разрушается. Ксеро-мезофит (псаммофит). Растет в сосновых борах, реже в сухих смешанных пихтово-еловых и березовых лесах. (Табл. I, *6*). Исследованные образцы: Красноярский край, ф. Байкит, 1964, Кутафьева.

Equisetum palustre L. — хвощ болотный. Споры округлые, максимальный диаметр 48.6 мк, минимальный 43.2 мк, покрыты пленчатым периспорием. Экзина тонкая, 1.5—1.7 мк. После обработки периспорий обычно не разрушается. Гидро-гигрофит. Растет на травянистых и моховых болотах, по сырым берегам речек. (Табл. I, *7*). Исследованные образцы: Красноярский край, ф. Байкит, 1965, Кутафьева.

Equisetum arvense L. — хвощ полевой. Споры округлые, максимальный диаметр 48.6 мк, минимальный 43.2 мк, покрыты пленчатым периспорием. Экзина тонкая, 1.5—2.0 мк. После химической обработки периспорий обычно остается. Мезофит. Растет на поемных, сыроватых и сухих лесных лугах, по берегам и обрывам рек, арктическим тундрам. (Табл. рис. I, *8*). Исследованные образцы: Красноярский край, ф. Байкит, 1965, Кутафьева.

Equisetum silvaticum L. — хвощ лесной. Споры округлые, максимальный диаметр 48.6 мк, минимальный 37.8 мк, чаще 43.2 мк, покрыты пленчатым периспорием. Экзина тонкая, 1.5—2.2 мк. После химической обработки периспорий обычно не разрушается. Мезофит. Растет в лесах, чаще хвойных, на лесных, высокотравных лугах, по окраинам болот, в лесной области. (Табл. рис. I, *9*). Исследованные образцы: Красноярский край, заповедник «Столбы», 1965, № 1299, Нащокин, Кутафьева.

Споры всех четырех видов хвощей, исследованных нами, имеют одинаковую форму и размеры, найти видовые отличия между ними нам не удалось.

Сем. POLYPODIACEAE — ПАПОРОТНИКОВЫЕ

Родовые и видовые определения спор папоротников из сем. *Polypodiaceae* сильно затрудняются тем, что споры большинства видов этого семейства имеют бобовидную форму, а периспорий, отличающийся своеобразием рисунка, после химической обработки и в ископаемом состоянии в основном разрушается и споры оказываются совершенно гладкими и похожими друг на друга.

Нами выделены следующие морфологические группы спор сем. *Polypodiceae* и *Ophioglossaceae*, споры последнего имеют более устойчивый периспорий, не разрушающийся после химической обработки.

I. СПОРЫ ТРЕУГОЛЬНО-ОКРУГЛЫЕ С ТРЕХЛУЧЕВОЙ ЩЕЛЬЮ РАЗВЕРЗАНИЯ

Pteridium aqulinum (L.) Kuhn — орляк обыкновенный. Споры треугольно-округлые, средний диаметр в покрывающем их периспории 37.3 мк, без периспория 36.5 мк, периспорий имеет зернистую скульптуру. Щель трехлучевая. После химической обработки часть спор теряет периспорий и оказывается совершенно гладкими, с двуслойной экзиной. Обитает в негустых сухих смешанных хвойных, преимущественно сосновых, а также в березовых лесах, по их окраинам. (Табл. I, *10—10а*). Исследованные образцы: Красноярский край, Широкий лог, 1965, Нащокин.

Botrychium virginianum (L.) Sw. — гроздовник большой. Споры треугольно-округлые, покрыты периспорием, имеющим крупнобугорчатую скульптуру, средний диаметр в периспории 37.2 мк. Щель трехлучевая. После химической обработки и в ископаемом состоянии периспорий не разрушается. Мезофит. Растет на лесных лугах и между кустарниками. (Табл. II, *1*). Исследованные образцы: Красноярский край, заповедник «Столбы», 1965, Нащокин.

Botrychium lunaria (L.) Sw. — гроздовник полулунный. Споры треугольно-округлые, покрыты периспорием, имеющим крупнобугорчатую скульптуру, средний диаметр в периспории 40.5 мк. Щель трехлучевая. После химической обработки периспорий не разрушается. Мезофит. Растет на суходольных лугах с невысокой травой, в кустарниках и разреженных лесах, в лесной зоне и, реже, в нижних зонах альпийской области. (Табл. II, *2*). Исследованные образцы: Красноярский край, Енисейский район, 1967, Кутафьева.

II. СПОРЫ БОБОВИДНОЙ ФОРМЫ С ОДНОЙ ЩЕЛЬЮ РАЗВЕРЗАНИЯ С КРУПНОБУГОРЧАТЫМ ПЕРИСПОРИЕМ

Polypodium virginianum L. — многоножка виргинская. Споры бобовидной формы, покрыты периспорием, имеющим крупнобугорчатую скульптуру, длина спор 64—54 мк, ширина 37.8—32.4 мк, длина щели 37.8—27 мк. Щель однолучевая. После химической обработки периспорий не разрушается. Растет в трещинах скал. (Табл. II, *3*). Исследованные образцы: Красноярский край, заповедник «Столбы», 1965, Нащокин.

Polypodium vulgare L. — многоножка обыкновенная. Споры бобовидной формы, длина 86—59.4 мк, ширина 43.2—32.4 мк, покрыты периспорием, имеющим крупнобугорчатую скульптуру. Щель однолучевая. После химической обработки периспорий не разрушается. На тенистых каменистых склонах и по скалам в нижних частях гор и в прилежащих местах. (Табл. II, *4*). Исследованные образцы: Красноярский край, ст. Оленья речка, 1964, Нащокин.

III. СПОРЫ БОБОВИДНОЙ ФОРМЫ С ОДНОЙ ЩЕЛЬЮ РАЗВЕРЗАНИЯ, ПЕРИСПОРИЙ КРУПНОШИПОВАТЫЙ

Cystopteris fragilis (L.) Bernh. — пузырник ломкий. Споры бобовидные, длина 64—54 мк, ширина 43.2—32.4 мк, высота шипов 5.4—3 мк, покрыты периспорием, имеющим крупношиповатую скульптуру. Щель однолучевая. После химической обработки периспорий в большинстве случаев не разрушается. Обитает по лесистым каменистым склонам и тенистым скалам, редко в равнинных темнохвойных лесах. (Табл. II, *5—5а*). Исследованные образцы: Красноярский край, район среднего течения р. Нижней Тунгуски, 1964, № 1187, Кутафьева.

Cystopteris sudetica A. Br. et Milde — пузырник судетский. Споры бобовидной формы, длина в периспории 48.6—32.4 мк, ширина 21—16.2 мк; длина без периспория 43.2—37.8 мк, ширина 28.6—21.6 мк, длина щели 32.4—21.6 мк, покрыты периспорием, имеющим крупношиповатую скульптуру. Щель однолучевая. После химической обработки периспорий разрушается и споры оказываются гладкими. Гигро-мезофит. Растет в густых пихтово-еловых лесах, около лесных болот и по тенистым каменистым склонам. (Табл. II, *6—6а*). Исследованные образцы: Красноярский край, заповедник «Столбы», 1965, Нащокин.

IV. СПОРЫ ОКРУГЛО-БОБОВИДНОЙ ФОРМЫ С ПЛЕНЧАТЫМ ПЕРИСПОРИЕМ, КОТОРЫЙ ПОСЛЕ ХИМИЧЕСКОЙ ОБРАБОТКИ ИНОГДА РАЗРУШАЕТСЯ И СПОРЫ ОКАЗЫВАЮТСЯ СОВЕРШЕННО ГЛАДКИМИ

Struthiopteris filicastrum All. — страусопер германский. Споры округло-бобовидной формы, покрыты нежным периспорием, длина в периспории 59.4—48.7 мк, ширина 48.6—37.8 мк; длина без периспория 59.4—48.7 мк, ширина 48.6—37.8 мк (другой экземпляр: длина без периспория 59.4—45.9 мк, ширина 43.2—37.8 мк); длина щели 37.9—27 мк, толщина экзины 1.5 мк. Щель однолучевая. После химической обработки периспорий часто разрушается и споры оказываются совершенно гладкими. Гигро-мезофит. Растет по сыроватым лесам, влажным лесным лужайкам, около лесных болот. (Табл. III, *1—1а*). Исследованные образцы: Красноярский край, заповедник «Столбы», 1965, Нащокин.

Dryopteris fragrans (L.) Schott — щитовник пахучий. Споры бобовидные вогнуто-выпуклые, покрыты пленчатым периспорием, который представляет извитые ясно выраженные складки, образующие замкнутые петли, длина в периспории 62—54 мк, ширина 37.8—32.4 мк, длина щели 35—27 мк; длина без периспория 56.7—48.6 мк, ширина 35.8—32.4 ск. Щель однолучевая. После химической обработки периспорий иногда разрушается и споры оказываются гладкими. Растет на скалах и каменистых склонах. (Табл. III, *2—2а*). Исследованные образцы: Красноярский край, Тува, 1964, № 1289, Нащокин.

Woodsia glabella R. Br. — вудсия гладковатая. Споры бобовидные, вогнуто-выпуклые или плоско-выпуклые, покрыты пленчатым периспорием, складки которого неясно выражены и расположены беспорядочно, длина в периспории 54—48.6 мк, ширина 43.2—37.8 мк; длина споры без периспория 54—45.5, ширина 32.4—29.7 мк, длина щели 32.4—27 мк. После химической обработки периспорий разрушается и споры оказываются гладкими. Обитает на тенистых влажных скалах, в ущельях горных речек и ручьев, около водопадов. (Табл. III, *3—3а*). Исследованные образцы: Красноярский край, район среднего течения Нижний Тунгуски, 1964, № 1184, Кутафьева.

Woodsia ilvensis R. Br. — вудсия эльбская. Споры бобовидные, плоско-выпуклые, покрыты пленчатым ячеисто-складчатым периспорием, длина в периспории 59.1—48.6 мк, ширина 37.8—35.1 мк; длина споры без периспория 54—48 мк, ширина 35.1—32 мк. Четко выраженные ячейки периспория могут быть замкнутые и незамкнутые. Щель однолучевая. После химической обработки периспорий иногда разрушается и споры оказываются гладкими. По трещинам скал и на каменистых склонах, нередко южных, преимущественно в нижних частях гор, реже в альпийской области. (Табл. III, *4—4а*). Исследованные образцы: Красноярский край, заповедник «Столбы», 1965, Нащокин.

Dryopteris thelypteris (L.) A. Gray — щитовник болотный. Споры бобовидные или округло-бобовидные, покрыты зернистым периспорием; длина споры без периспория 54—45.2 мк, ширина 35.1—21.6 мк, длина щели 27—18 мк. Щель однолучевая. Периспорий после химической обработки разрушается и споры часто оказываются гладкими. Обитает на моховых и осоковых болотах, на кочках, в заболоченных лесах. (Табл. III, *5*). Исследованные образцы: Красноярский край, дер. Подкаменная Тунгуска, 1967, Кутафьев.

Dryopteris filix-mas (L.) Schott — щитовник мужской. С латеральной стороны споры бобовидные, а с дистальной и проксимальной — округло-продолговатые, длина в периспории 48.6—43.2 мк, ширина 32.4—24.3 мк; длина без периспория 48.6—40.9 мк, ширина 32.4—29.7 мк, длина щели 35.7—35.1 мк. Периспорий складчатый, складки изогнуты в виде замкнутых и незамкнутых петель. Щель однолучевая. После химической обработки периспорий в большинстве случаев не разрушается. Мезофит. Растет в тенистых лесах с сухой перегнойной почвой, на севере часто приурочен к известнякам, к каменистым и песчаным почвам. (Табл. IV, *1—1а*). Исследованные образцы: Красноярский край, заповедник «Столбы», 1965, Нащокин.

Asplenium ruta muraria L. — костенец постенный. Споры овальные или бобовидные, покрыты пленчатым периспорием, сквозь складчатость которого ясно проступает зернистость, длина в периспории 48.6—43.2 мк, ширина 39.2—32.4 мк; длина без периспория 45.7—40.6 мк, ширина 35.2—29.1 мк. Щель однолучевая. После химической обработки периспорий часто разрушается и споры оказываются гладкими. По скалам и каменистым склонам на известняках. (Табл. IV, *2—2а*). Исследованные образцы: Красноярский край, Енисейский район, 1967, Кутафьева.

Asplenium viride Huds. — кочедыжник зеленый. Споры бобовидные, покрыты пленчатым периспорием, складки которого образуют продолговато-округлые углубления, длина в периспории 43.2—40.5 мк, ширина 34.7—27 мк; длина без периспория 40.2—32.4 мк, ширина 32.4—27 мк, длина щели 27—17.5 мк. Щель однолучевая.После химической обработки периспорий часто разрушается и споры оказываются гладкими. Растет по трещинам тенистых скал. (Табл. IV, *3—3а*). Исследованные образцы· Красноярский край, Енисейский район, 1967, Нащокин.

Athyrium filix-femina (L.) Roth — кочедыжник женский. Споры бобовидные, покрыты периспорием, имеющим зернистую скульптуру, длина в периспории 48.6—37 мк, ширина 27.3—24.3 мк; длина без периспория 40—37 мк, ширина 27—24 мк, длина щели 27—18.9 мк. Щель однолучевая. После химической обработки периспорий разрушается и споры оказываются гладкими. Мезофит. Растет по темнохвойным, смешанным, реже березово-осиновым лесам, сыроватым сосновым борам, сóграм, на окраинах болот. (Табл. IV, *4—4а*). Исследованные образцы: Красноярский край, заповедник «Столбы», 1965, Нащокин.

Dryopteris spinulosa (Muell.) Kuntze — щитовник игольчатый. Споры бобовидные, покрыты пленчатым периспорием, имеющим зернистую скульптуру, длина в периспории 43.2—37.8 мк, ширина 27 мк; длина без периспория 41.5—35.2 мк, ширина 26.7—23.5 мк, длина щели 22.6—21 мк. Щель однолучевая. После химической обработки периспорий часто разрушается и споры оказываются гладкими. Мезофит. Растет в хвойных лесах, преимущественно пихтово-еловых. (Табл. IV, *5—5а*). Исследованные образцы: Красноярский край, ст. Оленья речка, 1965, Нащокин.

Camptosorus sibiricus Rupr. — кривокучник сибирский. Споры бобовидные, покрыты пленчатым периспорием, складки которого имеют вид плохо просматриваемой сетки, длина в периспории 40.5—37.8 мк, ширина 27—24.3 мк; длина без периспория 37.8—32.4 мк, ширина 27.—24.3 мк, длина щели 27—21.6 мк. Щель однолучевая. После химической обработки периспорий в большинстве случаев разрушается и споры оказываются гладкими. Растет по скалам, покрытым мхами. (Табл. IV, *6—6а*). Исследованные образцы: Красноярский край, заповедник «Столбы», 1965. № 1327, Нащокин, Кутафьева.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ СПОР ПЛАУНОВ, ХВОЩЕЙ И ПАПОРОТНИКОВ

1. Споры круглые . . . *Equisetum* L.

— Споры иной формы . . . . 2.

2. Споры в очертании треугольно-округлые с трехлучевой щелью 3.

— Споры бобовидной формы, с однолучевой щелью . . . . 5.
3. Споры с сетчатым периспорием . . *Lycopodium* L.
— Скульптура периспория иная. . . . . 4.
4. Периспорий мелкозернистый — *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn.
— Периспорий крупнобугорчатый . . . . . *Botrychium* (L.) Sw.
5. Периспорий плотно прилегает к споре . . . . . 6.
— — Периспорий не плотно прилегает к споре . . . . .8.
6. Периспорий крупнобугорчатый . . .*Polypodium* L.
— — — Периспорий иной . . . . 7.
7. Периспорий крупношиповатый . . . . *Cystopteris fragilis* . . . .(L). Bernh. и *Cystopteris sudetica* A. Br. et Milde.
— — Периспорий зернистый *Athyrium filix-femina* (L.)Roth и *Dryopteris thelypteris* (L.) A. Gray.
8. Периспорий тонкий, прозрачный, особенно по краю споры . . . . *Struthiopteris filicastrum* All.
— — Периспорий плотный . . . . 9.
9. Периспорий складчатый (петлеобразно-складчатый) . 10.
— — Периспорий ячеисто-складчатый . . . . .11.
10. Складки периспория крупные, расположены редко . . . . *Dryopteris fragrans* (L.) Schott.
— — Складки периспория расположены густо . . . . *Dryopteris filix-mas* (L.) Schott.
11. Сквозь складчатость периспория ясно проступает зернистость . 12.
— — Зернистости нет . . . . 13.
12. Складки периспория образуют по краю споры острые выросты . . . . *Asplenium ruta muraria* L.
— — Периспорий по краю споры ровный . . . . *Dryopteris spinulosa* (Muell.) Kuntze
13. Периспорий с округло-продолговатыми углублениями . . . . *Asplenium viride* Huds.
— — Округло-продолговатых углублений нет . . . . 14.
14. Складки периспория в виде плохо просматриваемой сетки . . . . *Camptosorus sibiricus* Rupr.
— — Складки периспория образуют по краю споры выросты . . . . *Woodsia gtabella* R. Br. и *Woodsia ilvensis* L.

Для спор, у которых периспорий после химической обработки разрушается и они оказываются гладкими, критерием для их разделения могут служить размеры спор, а иногда толщина слоев экзины.

а) Крупные споры имеют: *Struthiopteris filicastrum* All., *Dryopteris fragrans*, (L.) Schott, *Dryopteris thelypteris* (L.) A. Gray, *Woodsia glabella* R. Br., *Woodsia ilvensis* L., *Cystopteris fragilis* (L.) Bernh. Размеры спор этой группы без периспория колеблются: длина спор 59.5—48.5 мк, ширина 48.5—37.5 мк.

б) Более мелкие споры имеют : *Dryopteris filix-mas* (L.) Schott, *Cystopteris sudetica* A. Br. et Milde, *Asplenium ruta muraria* L., *Asplenium viride* Huds., *Athyrium filix-femina* (L.) Roth, *Dryopteris spinulosa* (Muell.) Kuntze, *Camptosorus sibiricus* Rupr. Размеры спор этой группы колеблются: длина споры 48.5—32.5 мк, ширина 34.5—18 мк.

Таким образом, определение до вида при спорово-пыльцевом анализе возможно для спор плаунов и некоторых видов папоротников, имеющих характерную скульптуру периспория (когда он не разрушен). Споры папоротников, которые оказываются гладкими и похожими друг на друга в результате разрушения характерного периспория, могут быть разделены на группы по размерам.

ЛИТЕРАТУРА

Бобров А. Е. (1964). Сравнительный морфолого-анатомический анализ видов рода *Polypodium* L. флоры СССР. Бот. ж., 49, 4 — Гричук В. П., М. Х. Моносзон. (1971). Определитель однолучевых спор папоротников из семейства *Polypodiaceae* R. Br., произрастающих на территории СССР. — Кутафьева Т. К. (1968). Возможности определения спор папоротникообразных до вида или рода при спорово-пыльцевом анализе. Матер. конференции молодых ученых «Исследования в лесах Сибири», ч. II : 250—253. — Пыльцевой анализ. (1950). Сб. под редакцией И. М. Покровской. — Рябкова Л. С. (1962). К систематике папоротников Таджикистана. *Cystopteris filix fragilis* (L.) Borb. и *C. dickieana* Sim. Изв. отд. биолог. наук АН Тадж. ССР. — Сладков А. Н. (1951). Определение видов *Lycopodium* L. и *Selaginella* Spring по спорам и микроспорам. Тр. Инст. географии АН СССР, 50. (Материалы по геоморфологии и палеогеографии, 5 : 167—199). — Сладков А. Н. (1959а). Споры ужовниковых папоротников, произрастающих на территории СССР. Бюлл. МОИП, отд. биолог., 64, 2. — Сладков А. Н. (1959б). О морфологических признаках спор настоящих папоротников подсемейства *Pterideae* Diels флоры СССР. ДАН СССР, 125, 1. — Сладков А. Н. (1959в). О морфологическом сходстве и различии спор вида *Cryptogramma* R. Br. и *Botrychium* Sw. флоры СССР, ДАН СССР, 125, 2. — Флора Западной Сибири. (1927). Под редакцией П. Н. Крылова. — Erdtman G., B. Berglund, J. Praglowski. (1961). An introduction to a Scandinavian Pollen flora. Grana palynol., 2. — Sorsa P. (1964). Studies on the spore morphologi of Fennoscandian fern species. Ann. Bot. Fenn., 1, 3.

Институт леса и древесины
им. В. Н. Сукачева
Сибирского отделения Академии наук СССР,
г. Красноярск.

(Получено 5 IX 1971).

✓

УДК 582 : 001.4+576.3 : 633.885 (471.1)

А. А. Коробков

К ЦИТОТАКСОНОМИЧЕСКОЙ ХАРАКТЕРИСТИКЕ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ РОДА *ARTEMISIA* L. СЕВЕРО-ВОСТОКА СССР

С 6 рисунками

A. A. KOROBKOV. ON THE CYTOTAXONOMICAL CHARACTERISTICS OF SOME SPECIES OF THE GENUS *ARTEMISIA* L. IN THE NORTH-EAST OF THE U. S. S. R.

На массовом материале (206 определений) исследованы числа хромосом 7 видов, распространенных преимущественно на Северо-Востоке СССР, 6 видов, частично проникающих на эту территорию, 2 видов с Камчатского полуострова и у 1 вида с о. Беринга. Впервые числа хромосом определены для *Artemisia bargusinensis* — $2n=36$, *A. flava* — $2n=18$, *A. insulana* — $2n=18$, *A. lagopus* — $2n=18$, *A. senjavinensis* — $2n=54$. Выявлены новые числа хромосом у *A. globularia* — $2n=18$ и 54, *A. commutata* — $2n=18$, *A. laciniata* — $2n=54$, *A. tilesii* — $2n=36$. У *A. glomerata* в диплоидном наборе, обнаруженном во всех пунктах исследования, дважды встречены добавочные хромосомы — $2n=18+1B$ и $2n=18+4B$; у одной особи впервые определен триплоидный набор — $2n=27$. Выявлено географическое распространение диплоидной и тетраплоидной рас *A. furcata*. Для 8 видов приводятся рисунки метафазных пластинок, для 5 видов — точечные карты ареалов, на которых цифрами показаны числа хромосом, зарегистрированные в разных пунктах.

До недавнего времени полыни Северо-Востока СССР, среди которых имеются эндемичные и субэндемичные для этой территории виды, оставались слабо или совсем не изученными в цитотаксономическом отношении. В сводке Каватани и Оно (Kawatani a. Ohno, 1964; см. также рецензию Лавренко и Беспаловой, 1965 и Хромосомный атлас цветковых растений, 1969) для некоторых из этих видов приводится по нескольку чисел хромосом, однако места сбора растений не указаны (часто источником служили семена, присланные из ботанических садов), а правильность их идентификации невозможно проверить. Сведения по числам хромосом некоторых видов полыней непосредственно с интересующей нас территории приведены в серии статей Г. П. Жуковой (1964, 1965а, б, 1966, 1968). Факты указания различных чисел хромосом для одних и тех же видов заставили нас обратить особое внимание на изучение хромосомных чисел каждого вида в возможно большем числе пунктов из разных частей его ареала; при этом в каждом пункте сбор материала проводился в 2—4-кратной повторности. Специальное внимание обращалось на морфологически уклоняющиеся формы и на сравнение растений из экологически-контрастных местообитаний.

Основные сборы были сделаны в 1967—1970 гг. в разных районах Северо-Востока СССР, посещенных автором в качестве участника чукотского отряда Полярной экспедиции Ботанического института АН СССР (БИН). Кроме того, мы имели возможность исследовать значительные количества гербарных образцов со зрелыми семенами, собранных другими участниками экспедиции, а также специально зафиксированные ими по нашей просьбе кончики корней, в том числе из тех пунктов и районов, которые нам не удалось посетить лично. В особенности хотелось бы отметить обширный фиксационный и гербарный материал с острова Врангеля, представленный в наше распоряжение В. В. Петровским и П. Г. Жуковой, а также сборы и фиксации из разных районов Чукотки, выполненные А. В. Галаниным, Ю. П. Кожевниковым, Т. В. Плиевой, А. Д. Тихоновой и Б. А. Юрцевым.

Из ряда районов Камчатки и Корякского нагорья семенной материал и гербарные образцы были переданы нам П. Г. Горовым и Н. С. Пробатовой. Кончики корешков фиксировались раствором Навашина. Лабораторная обработка фиксированного материала, согласно общепринятой методике, и предварительный подсчет числа хромосом проведены П. Г. Жуковой и А. Д. Тихоновой. Постоянные препараты хранятся в Лаборатории Крайнего Севера, а соответствующие гербарные образцы — в Гербарии БИНа в Ленинграде. Пользуемся возможностью выразить благодарность всем товарищам, оказавшим нам помощь в работе.

Полученные данные сведены в таблицы, где указываются соматические числа хромосом (2n), номер фиксации и гербарного образца (буква П перед порядковым номером указывает, что число хромосом определялось у проростков, выращенных из семян), место сбора материала и для образцов, собранных другими лицами, — инициалы[1] или фамилии последних. Для некоторых видов данные по числу хромосом сопровождаются необходимыми комментариями. Не снабженные специальной ссылкой литературные данные о числе хромосом взяты из справочника «Хромосомные числа цветковых растений» (1969).

ТАБЛИЦА 1

Числа хромосом *Artemisia globularia* Bess.

2n	Номер образца	Место сбора материала, коллекторы
18	АК-38	Чукотский п-ов, оз. Аччен
36	К-133	Восточная Чукотка, пос. Иультин
36	40-Т	Восточная Чукотка, хр. Искатень, 32-й км трассы, Т. П.
36	88-Т	Там же, Т. П.
36	П-38	Восточная Чукотка, хр. Искатень, 57-й км трассы
36	АК-19	Чукотский п-ов, пос. Нунлигран
36	АК-20	Там же
36	АК-21	» »
36	АК-27	» »
36	АК-39	Чукотский п-ов. оз. Аччен
36	К-115	Чукотский п-ов, пос. Пинакуль
36	П-118	Там же
36	П-119	Чукотский п-ов, зал. Лаврентия, о. Беннета
36	К-98	Чукотский п-ов, пос. Лаврентия
36	П-116	Там же
36	101-10	Чукотский п-ов, оз. Коолень, Ю. К.
36	П-488	Чукотский п-ов, пос. Инчоун, Б. Ю.
54	462	Центральная Чукотка, верховье р. Кувет, П. Ж.

Artemisia globularia Bess. (табл. 1) амфиберингийский вид, встречающийся в специфических условиях пятнистых, обычно хорошо увлажненных щебневато-суглинистых тундр. Для нее было известно 2n=36 (Kawatani a. Ohno, 1964; Жукова, 1965а). Это число подтверждено нашими определениями из большинства местонахождений вида на Чукотском полуострове (рис. 2). Лишь одно растение из окрестностей оз. Аччен (АК-38) имеет 2n=18 (рис. 1, *6*). Корешки фиксировались, когда растение находилось в ранней стадии развития, и поэтому трудно судить о его морфологических особенностях; по крайней мере листья диплоидной формы не отличаются сколько-нибудь заметно от таковых рядом растущих тетраплоидных растений (2n=36). С нашим единственным определением диплоидного числа хромосом совпадает определение 2n=18 для *A globularia* из Северо-Западной

---

[1] А. В. Галанин — А. Г., П. Г. Жукова — П. Ж., Ю. П. Кожевников — Ю. К., В. В. Петровский — В. П., Т. В. Плиева — Т. П., А. Д. Тихонова — А. Т., Б. А. Юрцев — Б. Ю.

Аляски (Johnson a. Packer, 1968). Гексаплоидное число хромосом 2n=54 (рис. 1, *8*) у данного вида было определено у растений с верховий р. Кувет (402) т. е. с западной окраины его ареала. Эти растения имеют более широкие черешки листьев вегетативных побегов, в отличие от образцов с Чукотского полуострова, но этот признак вполне укладывается в пределы варьирования данного вида в других пунктах ареала. По-видимому, мы имеем дело с полиплоидным рядом хромосомных рас *A. globularia*, отражающим географические и исторические особенности ее возникновения и расселения в приберингийских районах. Однако для более уверенного суждения об истории этого вида необходимы дополнительные данные о распространении диплоидной и гексаплоидной рас.

ТАБЛИЦА 2

Числа хромосом *Artemisia glomerata* Ledeb.

2n	Номер образца	Место сбора материала, коллекторы
18	АК-1	Западная Чукотка, р. Энмынвеем
18	П-491	Западная Чукотка, пос. Бараниха
18	П-493	Там же
18	К-128	Западная Чукотка, пос. Апапельхино
18	П-17	Там же
18	К-48	Анадырское нагорье, оз. Эльгыгытгын
18	7	Анадырское нагорье, р. Комариная, В. П.
18	К-23	Восточная Чукотка, пос. Эгвекинот
18	К-31	Там же
18	П-28	Восточная Чукотка, р. Амгуема, 111-й км трассы
18	К-4	Восточная Чукотка, р. Амгуема, 174-й км трассы
18	К-11	Там же
18	АК-43	Чукотский п-ов, пос. Энмелен
18	П-261	Там же
18	АК-15	Чукотский п-ов, пос. Нунлигран
18	АК-29	Чукотский п-ов, оз. Аччен
18	АК-32	Там же
18	К-38	Чукотский п-ов, пос. Провидения
18	К-53	Там же
18	К-102	Чукотский п-ов, пос. Лаврентия
18	П-110	Там же
18	П-115	Чукотский п-ов, пос. Аккани
18	П-114	Чукотский п-ов, пос. Пинакуль
18	П-112	Чукотский п-ов, бухта Пуотен
18	П-213	Там же
18	113-Ю	Чукотский п-ов, оз. Коолень, Ю. К.
18	П-486	Чукотский п-ов, пос. Уэлен, Б. Ю.
18	8	О. Врангеля, р. Гусиная, В. П.
18	19	О. Врангеля, бухта Роджерс, В. П.
18	25	О. Врангеля, бухта Сомнительная, В. П.
18	П-474	Там же, В. П.
18	П-475	» » В. П.
18	П-476	» » В. П.
18	П-106	О. Врангеля, р. Хищников, В. П.
18	П-263	Колымское нагорье, Ольское плато, Б. Ю.
18	П-469	Там же, Б. Ю.
18	П-484	Охотское побережье, п-ов Кони, Ю. К.
18	П-259	Корякское нагорье, пос. Усть-Пахача, Н. С. Пробатова
18 + 1B	П-208	Чукотский п-ов, бухта Пуотен
18 + 4B	67-Т	Восточная Чукотка, хр. Искатень, 32 км трассы, Т. П.
27	АК-32	Чукотский п-ов, оз. Аччен.

Для *Artemisia glomerata* Ledeb. (табл. 2) в литературе приводятся три хромосомных числа: 2n=18, 36 и 54. Наши данные из различных пунктов ареала этого вида (рис. 3) показывают, что преобладающим соматическим набором является диплоидный 2n=18 (рис. 1, *1—3*), (X=9). Это подтверждается обнаружением того же числа хромосом у *A. glomerata* на Северо-Западе Аляски (Johnson a. Packer, 1968). В двух случаях у диплоидных растений 2n=18 отмечены добавочные хромосомы (рис. 1, 2, 3): у растения

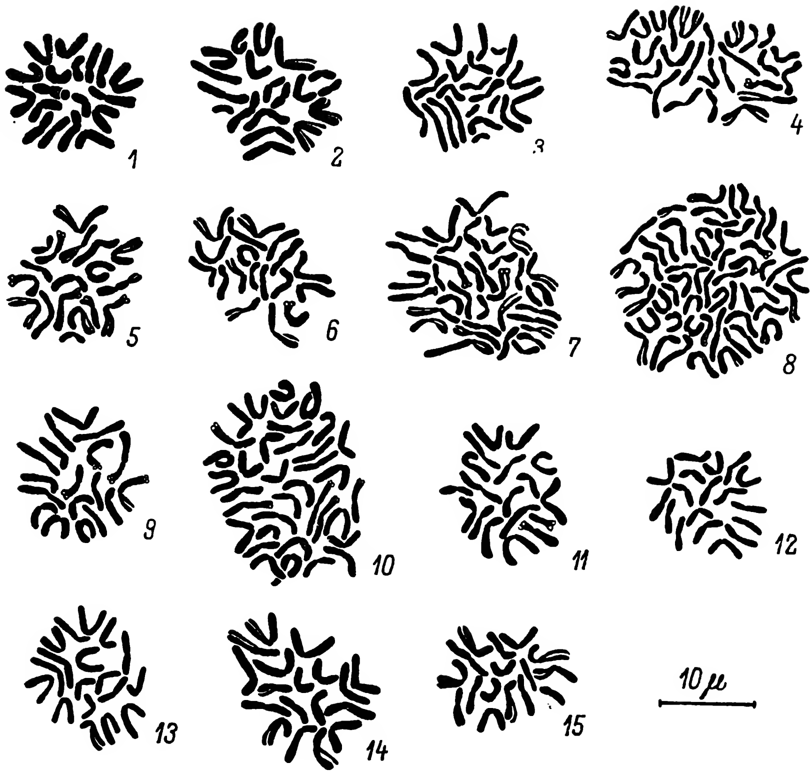


Рис. 1. Метафазные пластинки.

1 — *Artemisia glomerata*, 2n=18 (П-110); *2* — *A. glomerata*, 2n=18+1B (П-208); *3* — *A. glomerata*, 2n=18+4B (Т-67); *4* — *A. glomerata*, 2n=27 (АК-32); *5* — *A. flava*, 2n=18 (АК-3); *6* — *A. globularia*, 2n=18 (АК-38); *7* — *A. globularia*, 2n=36 (П-116); *8* — *A. globularia*, 2n=54 (462); *9* — *A. furcata*, 2n=18 (П-178); *10* — *A. furcata*, 2n=36 (П-32); *11* — *A. lagopus* ssp. *abbreviata*, 2n=18 (АК-49); *12* — *A. kruhsiana*, 2n=18 (П-63); *13* — *A. tilesii*, 2n=18 (П-250); *14* — *A. tilesii*, 2n=18 (П-241); *15* — *A. vulgaris*, 2n=16 (П-257).

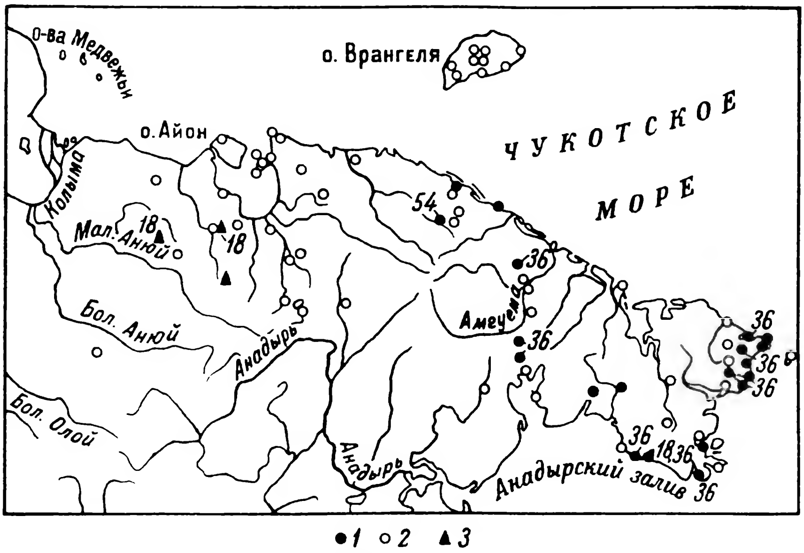


Рис. 2. Местонахождения на Чукотском полуострове *Artemisia globularia* с выявленным числом хромосом (*1*) и без хромосомного анализа (*2*), местонахождения *A. flava* (*3*).

На рис. 2—6 — цифрами показаны выявленные числа хромосом.

с песчаной приморской косы в бухте Пуотен (П-208) выявлено соматическое число хромосом 2n = 18+1B и еще у одного растения с хр. Искатень (67-Т) 2n=18+4B. Растения, у которых были выявлены добавочные хромосомы, не имеют сколько-нибудь заметных морфологических отличий от «нормальных» диплоидов. У образца *A. glomerata* из окрестностей оз. Аччен (АК-32), выделяющегося своим внешним обликом среди других растений, было определено триплоидное соматическое число хромосом 2n=27 (рис. 1, *4*). Растение имело более высокие генеративные побеги, крупные листья с широко расставленными долями и длинными черешками и было найдено у норы суслика; сходных образцов более обнаружить не удалось. Возможно, что необычность внешнего вида растения обусловливается в какой-то мере также условиями произрастания (удобренная и разрыхленная почва). Повторные фиксации растений, отличающихся крупными размерами, в других пунктах не выявили триплоидности. Что же касается до приводимых ранее для *A. glomerata* тетраплоидного (2n=36) и гексаплоидного (2n=54) наборов (Kawatani a. Ohno. 1964; Чуксанова и др. 1966). эти данные в свете новых материалов не могут быть безоговорочно приняты, пока не будут подтверждены определениями, документированными гербарными образцами.

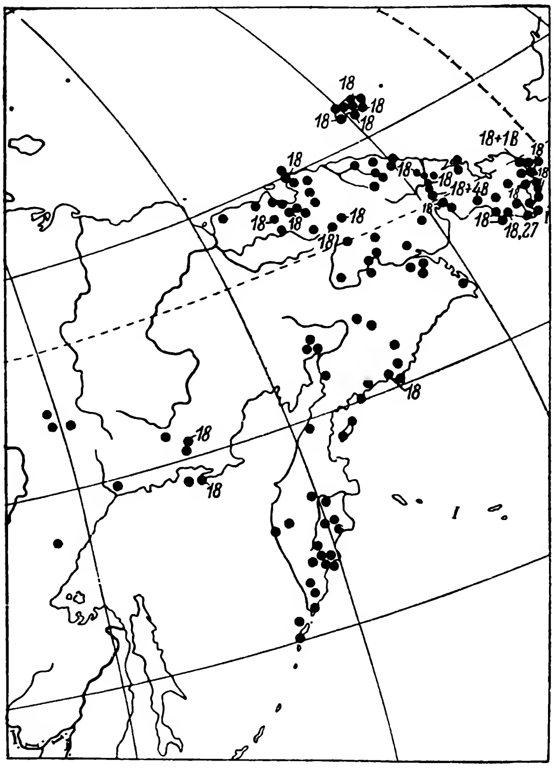


Рис. 3. Распространение *Artemisia glomerata*.

Для *Artemisia furcata* M. B. (табл. 3) ранее было известно диплоидное число хромосом 2n=18 (Жукова, 1964, 1965а, 1968) (рис. 1, *9*). Одно из соответствующих определений сделано путем проращивания семянок, собранных в окрестностях пос. Лорино на Чукотском полуострове В. А. Гаврилюком, и не документировано гербарным образцом. Проделав (20-кратно) определения числа хромосом у *A. furcata* из различных пунктов Чукотского полуострова, мы повсеместно встретили здесь, как и во всех пунктах Центральной Чукотки вплоть до восточного побережья Чуанской губы, лишь тетраплоидный набор хромосом 2n=36 (рис. 1, *10*). Это внушает серьезные сомнения в правильности идентификации диплоидных образцов растений, с которых были собраны семена В. А. Гаврилюком.

В районе стыка Анадырского и Анюйского нагорий (оз. Эльгыгытгын) встречены совместно тетраплоидные и диплоидные формы; в Анюйском нагорье и на западном побережье Чаунской губы (гора Наглейнын), в низовьях Лены (Тикси) и на восточном Таймыре (рис. 4) выявлена только диплоидная форма. Мы не смогли морфологически разграничить диплоидные растения от тетраплоидных и склонны рассматривать их как хромосомные расы *A. furcata*, образующие полиплоидный ряд. Обращает внимание приуроченность диплоидной формы к восточносибирскому сектору, тетраплоидной — к приберингийскому, что находит параллелизм и в некоторых других группах цветковых растений (Юрцев и Жукова, 1968). В этой связи большой интерес представило бы определение числа хромосом *A. furcata* в Забайкалье, на хр. Сихотэ-Алинь, и в горах Камчатского полуострова.

ТАБЛИЦА 3

Числа хромосом *Artemisia furcata* M. B.

2n	Номер образца	Место сбора материала, коллекторы
18	АК-47	Арктическая Якутия, пос. Тикси
18	АК-57	Там же
18	АК-64	» »
18	П-213	» »
18	П-178	Восточный Таймыр, ур. Ары-Мас, Б. Н. Норин
18	69	Анюйское нагорье, пос. Билибино, П. Ж.
18	К-13	Западная Чукотка, г. Наглейнын
18	К-44	Анадырское нагорье, оз. Эльгыгытгын
18	К-64	Там же
36	К-91	Западная Чукотка, пос. Апапельхино
36	П-32	Там же
36	П-33	» »
36	191	» »
36	К-44	Анадырское нагорье, оз. Эльгыгытгын
36	К-46	Там же
36	П-8	Западная Чукотка, пос. Комсомольский
36	П-34	Там же
36	П-6	Центральная Чукотка, р. Пегтымель
36	К-25	Восточная Чукотка, пос. Эгвекинот
36	К-27	Там же
36	К-28	» »
36	К-5	Восточная Чукотка, р. Амгуема, 174-й км трассы
36	К-14	Там же
36	П-31	Чукотский п-ов, р. Эргувеем, В. П.
36	АК-45	Чукотский п-ов, пос. Энмелен
36	П-218	Там же
36	П-219	» »
36	АК-13	Чукотский п-ов, пос. Нунлигран
36	АК-28	Там же
36	АК-31	Чукотский п-ов, оз. Аччен
36	АК-35	Там же
36	АК-41	» »
36	К-37	Чукотский п-ов, пос. Провидения
36	К-40	Там же
36	К-47	» »
36	К-97	» »
36	К-56	» »
36	К-85	Чукотский п-ов, Чаплинские источники
36	К-97	Там же
36	К-103	Чукотский п-ов, пос. Лаврентия
36	П-192	Там же
36	6	О. Врангеля, бухта Роджерс, В. П.
36	П-215	Там же, В. П.
36	89	О. Врангеля, р. Хищников, В. П.
36	П-177	О. Врангеля, р. Хищников, В. П.
36	118	О. Врангеля, р. Неожиданная, В. П.
36	191	О. Врангеля, бухта Сомнительная, В. П.
36	П-501	Там же, В. П.
36	П-502	» » В. П.
36	П-216	» » В. П.
36	П-221	Колымское нагорье, Ольское плато, Б. Ю.

Для *Artemisia kruhsiana* Bess. (табл. 4) было известно диплоидное число 2n=18 (рис. 1, *12*) из трех пунктов (определения П. Г. Жуковой, документированные гербарными образцами) (рис. 1, *12*). Эти пункты показаны и на приводимой карте (рис. 5). То же число было выявлено нами еще в нескольких пунктах восточной части ареала вида; оно несомненно является характерным для типичной (восточной) *A. kruhsiana*, описанной из окрестностей Гижиги. Не исследованными кариологически и недостаточно изученными в таксономическом отношении остаются морфологически отличающиеся формы из более западных районов (Верхоянский хребет, хр. Черского, верховья Колымы).

ТАБЛИЦА 4

Числа хромосом *Artemisia kruhsiana* Bess.

2n	Номер образца	Место сбора материала, коллекторы
18	АК-11	Анюйское нагорье, пос. Билибино
18	К-68	Западная Чукотка, Чаунская низменность, р. Чаун
18	П-462	Западная Чукотка, пос. Апапельхино
18	98	Восточная Чукотка, р. Амгуема 115-й км трассы, А. Т.
18	К-3	Восточная Чукотка, р. Амгуема, 174-й км трассы
18	П-308	Колымское нагорье, Ольское плато, Б. Ю.
18	П-309	Там же, Б. Ю.
18	П-304	Корякское нагорье, пос. Хайлино, Н. С. Пробатова
18	П-305	Там же »

Для *Artemisia tilesii* Ledeb. (табл. 5) известное ранее диплоидное число хромосом 2n=18 (рис. 1, *13*, *14*) подтверждается нашими определениями из многих точек ареала (рис. 6), весьма удаленных друг от друга, при значительной повторности определений в целом ряде пунктов. Только в одном случае встречено тетраплоидное число хромосом 2n=36; этот набор определен в корнях растения с пойменных галечников р. Энмынвеем (Анюйское нагорье), морфологически ничем не отличающегося от типичных форм этого вида. Кек (Keck, 1946) приводит для северотихоокеанской *A. tilesii* Ledeb. ssp. *unalaschcensis* (Bess.) Hult. с о. Уналашка гексаплоидный набор 2n=54. Если такое же число будет выявлено и в других частях ареала этого таксона, морфологически достаточно хорошо отличающегося от типичной *A. tilesii*, ранг его придется повысить. То же число (2n=54) было опре-

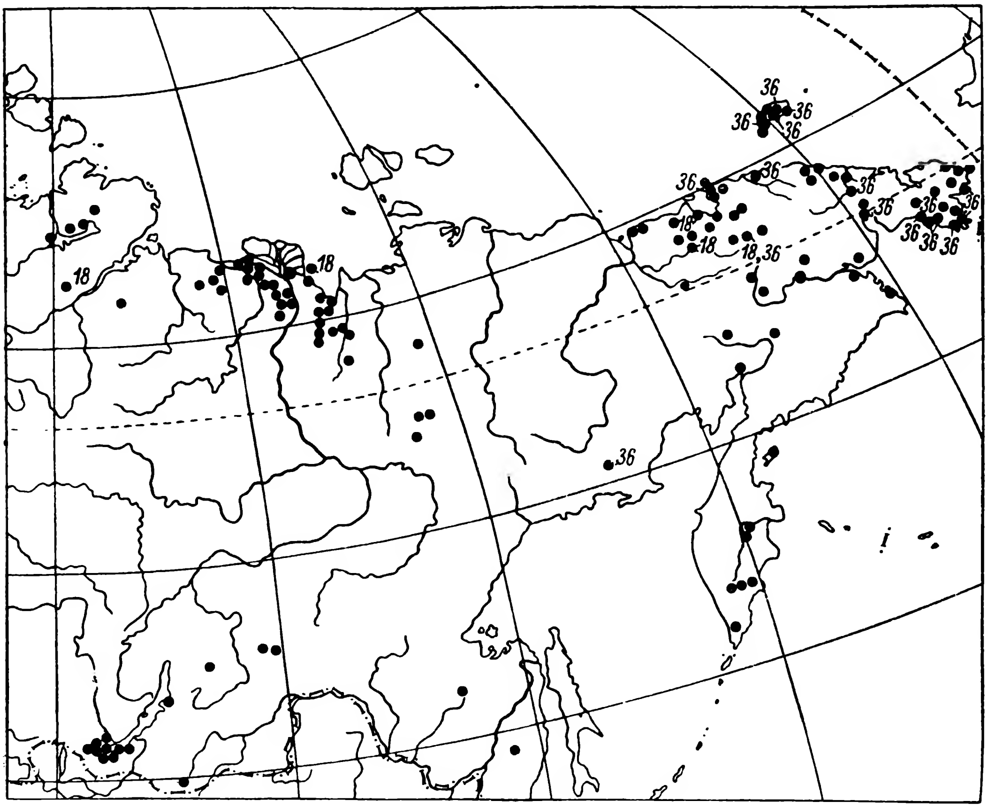


Рис. 4. Распространение *Artemisia furcata*.

ТАБЛИЦА 5

Числа хромосом *Artemisia tilesii* Ledeb.

2n	Номер образца	Место сбора материала, коллекторы
18	АК-51	Арктическая Якутия, пос. Тикси
18	АК-58	Там же
18	АК-12	Анюйское нагорье, пос. Билибино
18	К-73	Западная Чукотка, р. Чаун
18	К-23	Западная Чукотка, г. Наглёйнын
18	К-90	Западная Чукотка, пос. Апапельхино
18	422	Там же, П. Ж.
18	П-22	Западная Чукотка, Чаунская губа, о. Большой Раутан
18	К-110	Западная Чукотка, о. Айон
18	П-2	Центральная Чукотка, р. Пегтымель
18	П-41	Там же
18	84-Т	Восточная Чукотка, пос. Иультин, Т. П.
18	41-Т	Там же, А. Т.
18	65-Т	» » Т. П.
18	70-Т	» » А. Т.
18	АК-22	Чукотский п-ов, пос. Нунлигран
18	АК-40	Чукотский п-ов, оз. Аччен
18	К-36	Чукотский п-ов, пос. Провидения
18	К-44	Там же
18	К-80	Чукотский п-ов, Чаплинские источники
18	К-96	Там же
18	146-Ю	Чукотский п-ов, бухта Пенкигней, Ю. К.
18	К-104	Чукотский п-ов, пос. Лаврентия
18	7	О. Врангеля, бухта Роджерс, В. П.
18	П-240	О. Врангеля, г. Тундровая, В. П.
18	П-241	Там же, В. П.
18	П-266	О. Врангеля, г. Тундровая, В. П.
18	П-503	О. Врангеля, бухта Сомнительная, В. П.
18	П-504	Там же, В. П.
18	П-470	Колымское нагорье, Ольское плато, Б. Ю.
18	П-243	Камчатка, пос. Усть-Камчатск
18	П-244	Там же
18	П-250	» »
36	АК-9	Западная Чукотка, р. Энмынвеем

ТАБЛИЦА 6

Числа хромосом *Artemisia vulgaris* L.

2n	Номер образца	Место сбора материала, коллекторы
16	АК-10	Анюйское нагорье, пос. Билибино
16	АК-34	Западная Чукотка, пос. Бараниха
16	АК-72	Якутия, пос. Усть-Нера
16	АК-74	Окрестности г. Магадана, пос. Снежная долина
16	П-257	Там же
16	П-455	Камчатка, пос. Козыревск
16	П-254	Забайкалье, г. Чита
16	П-255	Там же
16	П-253	г. Томск
16	П-252	Владимирская обл., р. Вороша
16	П-454	Ленинград
16 + 1B	П-196	Якутия, р. Индигирка, пос. Селерикан, М. В. Соколова

делено нами у камчатских растений, трактуемых во «Флоре СССР» как *A. opulenta* Pamp.; они росли рядом с *A. tilesii*, имеющей 2n=18, на приморских луговинах в окрестностях пос. Усть-Камчатска.

Несмотря на весьма большое сходство во внешнем облике растений, их принадлежность к двум разным видам легко установить при внимательном изучении. Таксономические взаимоотношения *A. opulenta* с Камчатки и гексаплоидной формы *A. tilesii* ssp. *unalaschcensis* заслуживают специального изучения.

Нам не удалось провести детального исследования кариотипов, так как мы не имели достаточного количества метафазных пластинок, отвечающих методическим требованиям, но можно отметить, что изученные виды обнаруживают значительное единообразие в морфологии хромосом. Как хорошо видно на приведенных рисунках, соматические наборы состоят в основном из различающихся размерами метацентрических и субметацентрических хромосом. Это единообразие во многом затрудняет использование морфологии хромосом для суждений о различиях и родстве таксонов.

Для *A. vulgaris* L. (табл. 6) выявлен соматический набор 2n=16 (рис. 1, *15*), в одном случае, у растения с Индигирки, с добавочной хромосомой.

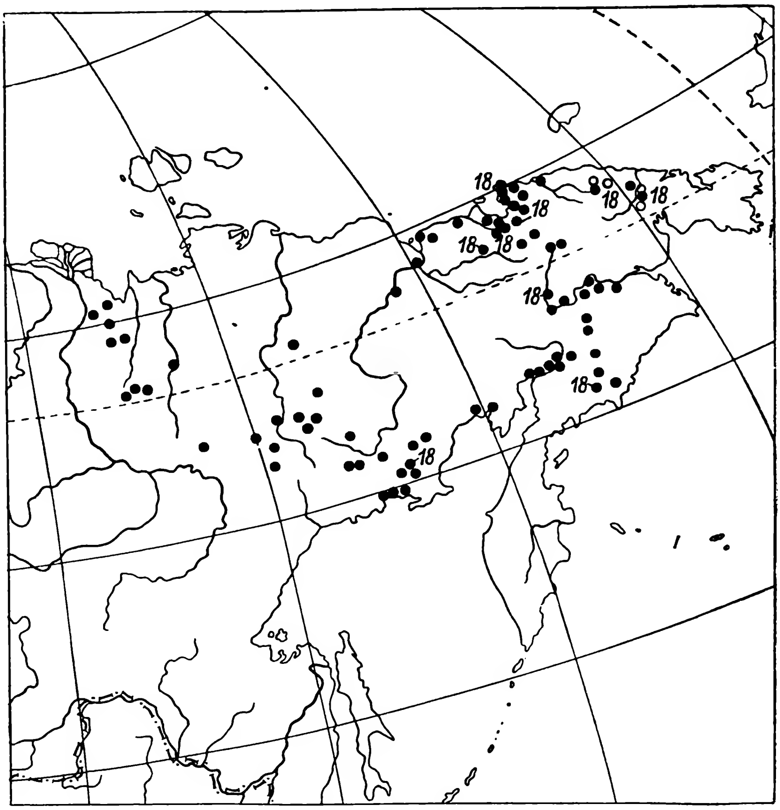


Рис. 5. Распространение *Artemisia kruhsiana*.

В заключение можно отметить, что наши кариологические данные являются дополнительным подтверждением вывода И. М. Крашенинникова (1943, 1946) о существовании «древнеангарского и древнеберингийского центров» развития ряда групп рода *Artemisia*. Так, целый ряд «древнеангарских» (*Artemisia lagopus*, *A. furcata*, *A. kruhsiana*) и «древнеберингийских» (*A. globularia*, *A. flava*, *A. glomerata*) видов оказались диплоидами или же включают диплоидную хромосомную расу (табл. 7). На диплоидном уровне произошла дифференциация континентального западночукотского горного вида *A. flava* и собственно берингийского *A. globularia*, причем диплоидные (редкие) формы последнего вида локализованы в районах, прилегающих к Берингову проливу; отсюда же (с о. Холл) описана и желтоцветковая форма *A. globularia* — var. *lutea* Hult. среди крайних западных местонахождений *A. globularia*, наименее удаленных от области распространения *A. flava*, встречена только гексаплоидная раса. Напротив, древнеангарский вид *A. furcata* на севере Восточной Сибири (включая Анюйские нагорье) представлен диплоидной расой, в приберингийских же районах — тетраплоидной. В то же время высокоспециализированный вид *A. senjavinensis*, эндемичный для побережий Берингова пролива, который

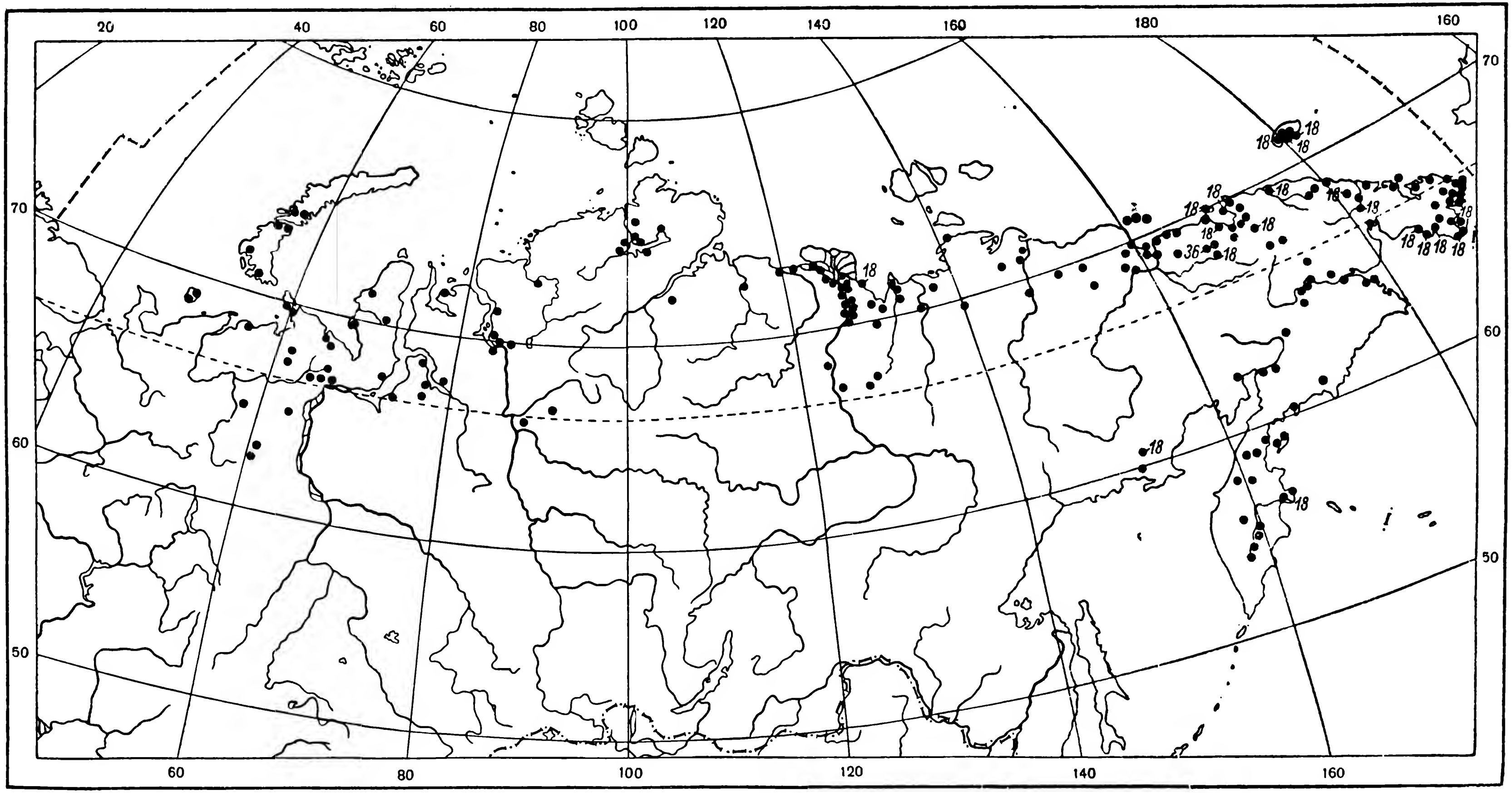


Рис. 6. Распространение *Artemisia tilesii.*

ТАБЛИЦА 7

Числа хромосом видов *Artemisia* L.

Вид	2n	Номер образца	Место сбора материала, коллекторы
A. bargusinensis Spreng.	36	АК-69	Якутия, пос. Усть-Нера
	36	П-273	Там же
	36	П-277	» »
	36	П-278	» »
A. commutata Bess.	18	П-279	Забайкалье, г. Чита
	18	П-281	Там же
	18	П-282	» »
	36	П-280	» »
A. flava Jurtz.	18	АК-3	Западная Чукотка, р. Энмынвеем
	18	АК-4	Там же
	18	П-490	Западная Чукотка, г. Эльвеней, А. Г.
	18	П-495	Там же, А. Г.
	18	П-496	» » А. Г.
A. laciniata Willd.	18	К-124	Камчатка, пос. Усть-Камчатск
	18	П-316	Там же
	18	П-317	» »
	18	П-494	» »
	54	АК-70	Якутия, пос. Усть-Нера
A. lagopus Fisch. ex Bess.	18	П-302	Колымское нагорье, Ольское плато, Б. Ю.
	18	П-453	Окрестности г. Магадана, М. Максимова
	18	К-216	Камчатское нагорье, 233 км трассы
A. lagopus ssp. *abbreviata* Krasch.	18	АК-48	Арктическая Якутия, пос. Тикси
	18	АК-49	Там же
	18	АК-61	» »
	18	П-299	» »
	18	П-301	» »
A. opulenta Pamp.	54	П-204	Камчатка, пос. Усть-Камчатск
	54	П-242	Там же
	54	П-246	» »
	54	П-247	» »
	54	П-249	Камчатка, оз. Ажабачье
	54	П-251	Камчатка, пос. Озерновский, П. Г. Горовой
A. santolinifolia Turcz.	36	АК-71	Якутия, пос. Усть-Нера
A. senjavinensis Bess.	54	К-66	Чукотский п-ов, мыс Чаплина
	54	К-91	Там же
	54	П-312	Чукотский п-ов, бухта Пенкигней, Б. Ю.
	54	П-313	Там же, Б. Ю.
	54	П-448	» » Б. Ю.
A. stelleriana Bess.	18	К-123	Камчатка, пос. Усть-Камчатск
	18	П-318	Там же
		П-319	» »

И. М. Крашенинников считал производным *A. glomerata*, оказался гексаплоидом (*A. glomerata* — диплоид). Очевидно, полиплоидия способствовала переживанию этого вида на месте крупных климатических и ландшафтных перемен, связанных с неоднократным осушением и погружением Берингийской суши на протяжении плейстоцена.

ЛИТЕРАТУРА

Жукова П. Г. (1964). Кариология некоторых видов *Compositae* в Полярно-Альпийском ботаническом саду. Бот. ж., 49, 11. — Жукова П. Г. (1965а). Кариологическая характеристика некоторых растений Чукотского полуострова. Бот. ж., 50, 7. — Жукова П. Г. (1965б). Кариологическая характеристика некоторых видов растений острова Врангеля. Бот. ж., 50, 9. — Жукова П. Г. (1967). Числа хромосом у некоторых видов растений Северо-Востока СССР. Бот. ж., 51, 10. — Жукова П. Г. (1968). Числа хромосом у некторых видов растений Северо-Востока СССР. III. Бот. ж., 53, 3. — Крашенинников И. М. (1943). Древнеангарские и древнеберингийские элементы рода *Artemisia* в Советской Арктике. Сов. бот., 5. — Крашенинников И. М. (1946). Опыт филогенетического анализа некоторых евразиатских групп рода *Artemisia* в связи с особенностями палеогеографии Евразии. Мат. по ист. флоры и растит. СССР, 2. — Лавренко Е. М. и З. Г. Беспалова. (1955). Рец. на книгу Т. Каватани и Т. Оно. Числа хромосом у видов *Artemisia*. 1964. Бот. ж., 50, 10. — Поляков П. П. (1961). Род *Artemisia*. «Флора СССР», 26. —

Хромосомные числа цветковых растений. (1969). — Чуксанова Н. А., Л. И. Свешникова Т. В. Александрова. (1968). Материалы к кариологии семейства сложноцветных. Цитология, 10, 2. — Юрцев Б. А. и П. Г. Жукова. (1968). Полиплоидные ряды и таксономия (на материале анализа некоторых групп арктических бобовых). Бот. ж., 53, 11. — Johnson A. W. a. J. G. Packer. (1968). Chromosome numbers in the flora Ogotoruk Creek, N. W. Alaska Notiser, 121. — Kawatani T. a. T. Ohno. (1964). Chromosome numbers in *Artemisia*. Bull. Nat. Inst. Hygienic. Sci., 2. — Keck D. D. (1946). A revision of the *Artemisia* complex in North America. Proc. Calif. Acad. Sci., Soe. 4, 25, 17.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 15 III 1972).

УДК 581.11 : 581.46

Н. И. Антипов

О ВОДНОМ РЕЖИМЕ ЦВЕТКОВ

N. I. ANTIPOV. ON THE WATER REGIME OF FLOWERS

Обнаружено, что цветки расходуют воду в процессе транспирации в расчете на единицу сырого веса интенсивнее, чем бутоны, и вместе с тем, как правило, слабее, чем листья. Очень активно протекает водообмен в лепестках венчика. У многих растений он протекает в них активнее, чем в листьях. Лепестки являются весьма энергично транспирирующими органами растений. Несмотря на это, они содержат большее количество воды. С появлением цветков растения расходуют бо́льшее количество воды и их водообмен становится более напряженным. В этой связи очень важно, чтобы культурные растения в период цветения были хорошо обеспечены водой.

Водообмен цветков очень слабо изучен. По этому вопросу имеются в литературе лишь единичные работы. В. И. Цивинский (1935, 1939) описал снижение транспирации у хлопчатника в период бутонизации. Р. Хельферих (Helfferich, 1942) наблюдал более низкую транспирацию цветков по сравнению с транспирацией листьев. А. А. Прокофьев, Ю. И. Пинхасов и А. М. Эгамбердиев (1971) наблюдали, что у хлопчатника при уменьшении влажности почвы оводненность бутонов, завязи и коробочки существенно не меняется, тогда как интенсивность транспирации заметно уменьшается.

В целях получения дополнительных сведений о водообмене репродуктивных органов нами были проведены в 1971 г. специальные исследования. Опытными объектами служили бутоны, цветки и венчики цветков ряда сельскохозяйственных, декоративных и дикорастущих растений. При этом у одних растений, в частности у розоцветных, крестоцветных и лютиковых, венчики были раздельнолепестные, а у других, в частности у пасленовых бурачниковых и норичниковых, — сростнолепестные. Бутоны, которые брались для изучения, находились в состоянии, близком к цветению. Для сравнения изучался также водообмен листьев. При исследовании водообмена репродуктивных органов и листьев определялась их транспирация методом Л. А. Иванова (Иванов, 1918; Иванов и др., 1950) и содержание в них воды путем высушивания до постоянного веса в пятикратной повторности в солнечную погоду с 10 до 15 часов. Транспирация учитывалась в миллиграммах испарившейся воды на 1 г сырого веса за 1 час, а содержание воды — в процентах на сырой вес. Взвешивание растительных объектов проводилось на торзионных весах грузоподъемностью до 500 мг, в связи с чем исследовались растения с цветками, не превышающими этот вес.

В результате проведенной работы было найдено, что почти у всех видов растений бутоны и цветки слабее транспирируют, чем листья. Это особенно сильно проявляется у *Rosa majalis*, *Pisum sativum*, *Vicia sativa*, *Capsicum annuum*, *Papaver somniferum*, *Nicotiana affinis*, *Tropaeolum majus*, *Lotus corniculatus*, *Lavatera thuringiaca*, *Althaea officinalis*, *Lathyrus pratensis* (табл. 1—4). Лишь у *Lonicera xylosteum* бутоны и цветки, а также у *Cratae-*

gus sanguinea, *Lycopersicon esculentum* и *Linaria vulgaris* цветки транспирируют сильнее, чем листья.

В свою очередь бутоны транспирируют слабее, чем цветки. Бутон расходует в процессе транспирации в течение часа в несколько раз меньше воды по сравнению с цветком. Например, у *Borago officinalis*, *Digitalis grandiflora*, *Phlox paniculata*, *Thladiantha dubia*, *Ranunculus acris*, *Convolvulus arvensis*, *Delphinium elatum*, *Saponaria officinalis*, *Lavatera thuringiaca* и *Gentiana pneumonanthe* в среднем один бутон расходует в течение часа в 4 с лишним раза меньше воды по сравнению с одним цветком (табл. 2, 3, 4). Весьма малый расход воды бутонами в процессе транспирации показывает также и расчет на 1 г сырого веса за 1 час.

Одной из причин более высокой транспирации цветков по сравнению с транспирацией бутонов является, по-видимому, то, что цветки имеют более развитую испаряющую поверхность.

Поскольку цветки транспирируют гораздо сильнее, чем бутоны, то следует полагать, что у растений с появлением цветков сильно увеличивается расход воды и становится более напряженным общий водообмен. Следует также полагать, что это в наибольшей мере имеет место у растений, образующих много цветков, например у плодовых древесных и кустарниковых пород. В этой связи в практике всячески надо стремиться к тому, чтобы они в период цветения были хорошо обеспечены влагой.

У *Nicotiana affinis* днем цветки были закрыты, что, видимо, было одной из причин их весьма низкой транспирации.

Транспирация венчика цветков в расчете на единицу веса превышает общую (суммарную) транспирацию цветков, что особенно сильно проявляется у *Aesculus hippocastanum*, *Faba vulgaris*, *Raphanus sativus*, *Capsicum annuum*, *Solanum tuberosum*, *Ficaria verna*, *Orobus vernus*, *Saponaria officinalis* (табл. 1, 2 и 4). Более того, у древесных и кустарниковых растений, за исключением *Rosa majalis*, венчик транспирирует интенсивнее, чем листья (табл. 1). Что касается травянистых растений, то у одних из них венчик транспирирует сильнее, чем листья, в частности у *Faba vulgaris*, *Lycopersicon esculentum*, *Solanum tuberosum*, *Antirrhinum majus*, *Phlox paniculata*, *Orobus vernus* (табл. 2, 3, 4). У других, напротив, листья транспирируют сильнее, чем венчик, в частности у *Pisum sativum*, *Cucumis sativus*, *Borago officinalis*, *Papaver somniferum*, *Tropaeolum majus*, *Geranium pratense*, *Lotus corniculatus*, *Lavatera thuringiaca*, *Althaea officinalis*, *Campanula rapunculus*, *Chamaenerion angustifolium* (табл. 2, 3, 4). А у третьих венчик и листья транспирируют примерно на одном уровне, что наблюдается, в частности, у *Robinia pseudo-acacia*, *Capsicum annuum*, *Eschscholzia californica*, *Petunia hybrida* (табл. 1, 3).

Таким образом, венчик цветков многих видов растений является интенсивно транспирирующим органом.

Надо еще заметить, что у некоторых растений в транспирации бутонов, цветков, венчика и листьев имеется заметно выраженная связь. Например, у *Philadelphus coronarius*, *Physalis alkekengi* и *Gentiana pneumonanthe* все органы транспирируют сравнительно слабо, а у *Raphanus sativus*, *Cucumis sativus*, *Lupinus perennis*, *Viola hybrida* и *Nonea pulla* — весьма интенсивно. У большинства же растений разные органы транспирируют очень неодинаково.

В бутонах, цветках и лепестках всех изучавшихся нами растений содержится весьма большое количество воды — от 75 до 90%. Оно, как правило, превышает количество ее в листьях. Лишь у *Faba vulgaris* и *Petunia hybrida* количество воды в листьях на немного превышает количество ее в бутонах и цветках (табл. 2, 3).

В листьях древесных и кустарниковых растений в целом воды содержится меньше, чем в листьях травянистых растений. В количестве же воды в бутонах, цветках и венчике цветков между этими группами растений существенной разницы не имеется.

В цветках большинства растений содержание воды несколько превышает ее содержание в бутонах. И это, несмотря на то что цветки интенсив-

ТАБЛИЦА 1

Транспирация и оводненность тканей у изучавшихся древесных и кустарниковых растений

Вид, сорт	Дата наблюдения	Количество воды, израсходованное при транспирации за 1 час (в мг)		Интенсивность транспирации на 1 г сырого веса за 1 час (в мг)				Содержание воды (в процентах на сырой вес)			
		одним бутоном	одним цветком	бутонов	цветков	венчиков	листьев	в бутонах	в цветках	в венчиках	в листьях
Pyrus communis L. (Бессемянка)	18 V	28.3	82.5	204.2	383.6	824.0	572.5	86.1	87.1	88.6	76.9
Cerasus vulgaris Mill. (Владимирская)	19 V	10.0	32.5	208.7	454.4	1076.2	680.8	86.6	82.6	88.8	77.8
Prunus domestica L. (Венгерка московская)	19 V	16.0	45.0	337.9	655.0	893.9	722.4	85.1	86.5	89.9	78.1
Malus domestica Borkh. (Осеннее полосатое)	21 V	25.0	48.0	254.2	412.1	1055.6	777.9	84.4	86.9	91.2	74.9
Crataegus sanguinea Pall.	26 V	14.9	48.7	230.4	630.9	736.7	587.3	81.5	82.3	84.7	68.9
Aesculus hippocastanum L.	27 V	20.0	53.3	281.7	454.5	1224.5	635.6	85.1	86.5	86.6	77.8
Caragana arborescens Lam.	27 V	10.9	30.3	143.8	248.4	781.7	444.7	87.1	86.0	88.9	76.6
Lonicera xylosteum L.	28 V	8.0	34.7	338.4	909.9	1612.9	255.6	83.3	82.9	85.8	74.1
Robinia pseudo-acacia L.	8 VI	20.0	40.0	205.2	285.3	923.8	803.8	88.2	89.4	88.0	73.1
Philadelphus coronarius L.	11 VI	15.0	45.0	164.3	293.6	451.0	305.8	81.5	85.9	89.4	77.2
Rosa majalis Herrm.	12 VI	56.0	135.0	184.4	304.9	341.5	1180.5	76.4	83.9	87.0	69.1
Rubus caesius L.	13 VI	25.1	66.7	386.1	732.6	1652.3	1446.9	76.2	78.1	86.6	69.7

ТАБЛИЦА 2

Транспирация и оводненность тканей у изучавшихся возделываемых травянистых растений

Вид, сорт	Дата наблюдения	Количество воды, израсходованное при транспирации за 1 час (в мг)		Интенсивность транспирации на 1 г сырого веса за 1 час (в мг)				Содержание воды (в процентах на сырой вес)			
		одним бутоном	одним цветком	бутонов	цветков	лепестков	листьев	в бутонах	в цветках	в венчиках	в листьях
Pisum sativum L. (Рамонский 77)	19 VI	26.7	44.4	228.3	247.2	672.3	1242.0	88.5	88.2	88.2	85.4
Faba vulgaris Moench	22 VI	5.9	27.1	178.5	258.9	838.8	465.5	87.3	88.2	87.4	88.9
Raphanus sativus L. (Перфекшен)	25 VI	13.8	26.3	624.8	680.7	1869.6	1285.2	86.4	89.4	89.4	89.3
Vicia sativa L. (вика Льговская)	29 VI	7.7	23.3	369.0	428.6	1129.0	1600.4	85.6	86.3	87.9	81.5
Lycopersicon esculentum Mill. (Алпатьева, 905)	2 VII	29.6	58.7	479.0	610.4	1611.2	593.1	85.0	84.9	86.0	83.7
Cucumis sativus L. (Вязниковские)	8 VII	70.6	265.7	587.1	821.5	1395.1	2118.1	91.7	93.5	94.4	82.7
Borago officinalis L.	8 VII	30.6	158.0	466.8	745.3	1224.5	2069.0	86.1	88.8	93.2	86.6
Capsicum annuum L. (перец Новочеркасский)	12 VII	27.3	67.3	261.7	354.1	1233.7	1187.8	87.4	88.6	91.6	85.1
Solanum tuberosum L. (Лорх)	15 VII	20.0	46.2	178.0	270.3	1015.7	648.6	88.8	90.4	92.0	85.7
Papaver somniferum	18 VII	88.0	192.5	238.3	398.8	436.1	1846.6	88.1	88.7	91.8	86.5

ТАБЛИЦА 3

Транспирация и оводненность тканей у изучавшихся декоративных травянистых растений

Вид	Дата наблюдения	Количество воды, израсходованное при транспирации за 1 час (в мг)		Интенсивность транспирации на 1 г сырого веса за 1 час (в мг)				Содержание воды (в процентах на сырой вес)			
		одним бутоном	одним цветком	бутонов	цветков	венчиков	листьев	в бутонах	в цветках	в венчиках	в листьях
Hesperis matronalis L.	1 VI	13.9	39.5	566.5	704.7	2265.9	1165.3	84.3	85.5	88.3	81.1
Lupinus perennis L.	3 VI	27.4	83.0	818.9	1081.7	1977.4	1375.4	84.2	87.1	87.5	83.7
Digitalis grandiflora Mill.	22 VI	14.0	92.7	205.9	244.8	509.8	783.2	86.8	88.3	90.4	80.3
Funkia lancifolia Spr.	27 VI	22.1	140.0	234.1	335.5	551.9	372.0	82.8	90.0	91.4	82.4
Eschscholzia californica Cham.	29 VI	63.3	155.0	285.9	430.3	605.1	502.5	85.3	86.0	87.4	86.9
Antirrhinum majus L.	30 VI	52.0	175.0	323.6	380.9	706.9	372.6	83.2	83.3	84.5	84.5
Petunia hybrida Hort.	1 VII	26.3	165.0	220.8	335.0	501.3	489.9	86.7	88.1	88.7	89.1
Physalis alkekengi L.	1 VII	13.6	40.0	231.7	288.8	304.7	461.0	85.8	87.8	90.8	82.7
Viola hybrida Hort.	12 VII	84.0	192.0	683.5	897.2	1589.4	1420.0	85.6	87.4	87.6	84.9
Phlox paniculata L.	12 VII	13.9	62.7	277.4	465.7	977.3	607.2	84.4	86.5	86.3	75.8
Nicotiana affinis T. Moore	21 VII	16.0	122.9	133.5	254.4	395.8	1106.4	85.1	85.7	87.5	83.7
Tropaeolum majus L.	21 VII	62.0	164.0	286.2	357.0	637.0	1768.6	85.9	90.2	90.4	80.8
Nigella damascena L.	22 VII	23.3	84.0	128.3	217.7	420.4	932.0	77.5	77.3	77.1	76.4
Thladiantha dubia Bunge	2 VIII	26.7	142.5	404.3	642.2	1160.3	1387.8	84.3	88.4	91.3	82.2

ТАБЛИЦА 4

Транспирация и оводненность тканей у изучавшихся дикорастущих травянистых растений

Вид	Дата наблюдения	Количество воды, израсходованное при транспирации за 1 час (в мг)		Интенсивность транспирации на 1 г сырого веса за 1 час (в мг)				Содержание воды (в процентах на сырой вес)			
		одним бутоном	одним цветком	бутонов	цветках	венчиков	листьев	в бутонах	в цветках	в венчиках	в листьях
Ficaria verna Huds.	13 V	33.3	62.0	244.2	491.3	1568.1	1114.1	86.5	86.0	86.3	85.9
Orobus vernus L.	22 V	8.4	23.0	239.6	419.7	1431.0	758.0	85.2	89.8	90.8	83.6
Nonnea pulla (L.) DC.	24 V	12.1	18.5	587.2	606.1	720.0	1040.8	82.9	83.1	82.8	80.5
Potentilla anserina L.	7 VI	25.7	53.3	413.2	761.8	1193.5	937.0	77.0	79.7	81.3	74.8
Ranunculus acris L.	7 VI	7.6	40.0	129.0	330.8	851.1	754.2	79.5	80.0	84.1	78.7
Geranium pratense L.	12 VI	15.2	42.0	404.3	515.8	790.7	1342.6	82.0	84.1	89.1	76.9
Lotus corniculatus L.	13 VI	3.9	11.8	334.6	535.1	1327.0	2295.8	82.5	88.8	83.6	74.2
Convolvulus arvensis L.	17 VI	12.7	57.0	280.5	653.3	931.9	1236.0	83.1	86.1	86.2	84.8
Linaria vulgaris Mill.	21 VI	5.9	25.3	240.9	503.1	538.6	344.0	81.4	83.4	84.3	77.6
Delphinium elatum L.	26 VI	14.5	73.3	142.6	183.9	228.6	777.0	86.7	85.9	86.6	80.7
Saponaria officinalis L.	28 VI	9.1	41.7	124.3	223.0	679.1	417.7	76.9	84.8	89.6	79.1
Lavatera thuringiaca L.	12 VII	28.0	120.0	181.5	257.7	448.1	1879.2	78.5	86.3	89.7	75.8
Althaea officinalis L.	13 VII	18.7	57.5	161.0	343.4	771.7	1656.4	78.3	81.8	86.3	73.3
Campanula rapunculoides L.	13 VII	30.4	80.0	396.8	511.5	448.6	1123.1	81.3	85.5	89.5	79.6
Dianthus deltoides L.	15 VII	10.2	32.6	169.4	246.6	958.9	1105.5	78.1	78.8	79.3	71.9
Chamaenerion angustifolium (L.) Scop.	16 VII	11.8	36.7	251.5	576.0	1362.5	968.8	76.3	77.0	85.4	79.3
Lathyrus pratensis L.	16 VII	6.5	18.2	307.2	426.9	1119.6	1544.8	81.7	84.3	83.2	73.8
L. silvestris L.	17 VII	18.8	29.3	200.0	257.0	684.4	467.8	87.6	86.2	88.3	80.0
Hyoscyamus niger L.	17 VII	9.2	29.0	214.9	280.2	756.8	926.1	83.9	81.6	83.7	80.7
Gentiana pneumonanthe L.	11 VIII	10.6	52.5	81.4	219.2	381.9	511.9	78.8	75.6	76.2	73.8

нее расходуют ее в процессе транспирации. Данный факт свидетельствует о том, что в цветках водообмен совершается на более высоком уровне, чем в бутонах. Только у *Cerasus vulgaris*, *Caragana arborescens*, *Lathyrus silvestris*, *Hyoscyamus niger* и *Gentiana pneumonanthe* содержание воды в бутонах несколько превышает содержание ее в цветках (табл. 1, 3). По всей вероятности, на содержание воды в цветках оказывает сильное влияние количество нектара и в свою очередь количество воды в нем. По данным М. М. Глухова (1955), количество воды в нектаре колеблется в пределах 60—90%.

В венчике подавляющего большинства видов растений воды содержится в расчете на единицу сырого веса несколько больше, чем в цельных цветках, хотя лепестки венчика интенсивно расходуют ее в процессе транспирации. Это указывает, что в венчике водообмен совершается очень активно. Лишь у *Pisum sativum* и *Raphanus sativus* в венчике и в цельных цветках содержится (в расчете на единицу сырого веса) одинаковое количество воды, а у *Lotus corniculatus* и *Lathyrus pratensis* в венчике содержится меньшее количество воды, чем в цветках в целом (табл. 2, 4).

Из всего сказанного следует, что бутоны и цветки имеют водообмен, в значительной мере отличающийся от водообмена листьев. У большинства видов растений они в расчете на сырой вес слабее транспирируют и содержат большее количество воды по сравнению с листьями. Лепестки же цветков многих видов растений по сравнению с листьями транспирируют интенсивнее и вместе с тем также содержат большее количество воды.

ЛИТЕРАТУРА

Глухов М. М. (1955). Медоносные растения. — Иванов Л. А. (1918). О методе определения испарения растений в естественных условиях их произрастания. Лесной ж., 48, 1—2 : 1—7. — Иванов Л. А., А. А. Силина, Ю. Л. Цельникер. (1950). О методе быстрого взвешивания для определения транспирации в естественных условиях. Бот. ж., 35, 2 : 171—185. — Прокофьев А. А., Ю. И. Пинхасов, А. М. Эгамбердиев. (1971). Влияние водного дефицита на поступление ассимилятов из листьев в плодовые органы хлопчатника. Физиол. раст., 18, 3 : 563—567. — Цивинский В. И. (1935). О влиянии плодоношения на транспирацию. ДАН СССР, 2, 1 : 76—81. — Цивинский В. И. (1939). Плодоношение как один из факторов, регулирующих транспирационный процесс у хлопчатника. В сборнике работ по физиологии и биологии хлопчатника НИХИ : 87—105.— Helfferich R. (1942). Über die Transpiration von Blüten. Planta, 32, 5 : 493—516.

Рязанский государственный
педагогический институт.

(Получено 13 IX 1971).

УДК 581.9 (477) 632.51

Б. И. Лактионов

НОВЫЙ ДЛЯ ФЛОРЫ УКРАИНЫ ВИД — *MONOCHORIA KORSAKOWII* REGEL ET MAACK

B. I. LAKTIONOV. *MONOCHORIA KORSAKOWII* RGL.
ET MAACK — SPECIES NEW FOR THE FLORA OF THE UKRAINE

Впервые указывается на нахождение в Херсонской и Крымской областях на рисовых полях нового для флоры Украины вида *Monochoria korsakowii* Regel et Maack из сем. *Pontederiaceae*, ранее известного в Приморском крае и в последние годы отмеченного в Краснодарском крае.

В пределах СССР *M. korsakowii* известна для Дальнего Востока («Флора СССР», 3, 1935), а за пределами Советского Союза — для Северного Китая и Японии.

Г. С. Гущин (1938) относит *M. korsakowii* к массовым сорнякам рисовых полей, ошибочно считая этот вид многолетником. В работе И. С. Косенко и В. К. Сапелкина (1968) отмечается, что *Monochoria korsakowii*, один из злостных сорняков рисовых полей Приморского края, в последние годы появился и на рисовых полях Кубани.

При осмотре рисовых полей Херсонской области в 1970 г. были обнаружены единичные экземпляры *M. korsakowii* в посевах риса. В 1971 г. на полях совхоза «Комсомольский» Скадовского района это растение распространилось на площади до 60 гектаров, причем на некоторых участках растения *M. korsakowii* сплошь покрывали водную поверхность рисовых чеков. Единичные экземпляры растений были обнаружены также на рисовых полях в совхозе «Пятиозерный» Красноперекопского района Крымской области.

Наблюдается явная тенденция к распространению *M. korsakowii* в районах рисосеяния Украины. Распространилось это растение, по-видимому, с семенами риса, которые были получены из Краснодарского края.

ЛИТЕРАТУРА

Визначник рослин України. (1965). — Гущин Г. Г. (1938). Рис. — Косенко И. С. и В. К. Сапелкин. (1968). Главнейшие сорняки риса и борьба с ними. В кн.: Флора СССР. (1935). 3.

Украинский н.-и. институт
орошаемого земледелия,
г. Херсон.

(Получено 6 XII 1971).

УДК 582 : 001.4 : 582.657.2 (7)

Э. Т. Конгар

К ПОЗНАНИЮ СЕВЕРОАМЕРИКАНСКИХ ВИДОВ СЕКЦИИ *ACONOGONON* MEISN. РОДА *POLYGONUM* L.

С 3 рисунками

E. T. KONGAR. TO THE KNOWLEDGE OF NORTH-AMERICAN SPECIES OF SECTION *ACONOGONON* MEISN. GENUS *POLYGONUM* L.

В ходе изучения видов секции *Aconogonon* во флоре СССР, автор ознакомился и с зарубежными, в частности с втречающимися в Северной Америке представителями секции. Из пяти приводившихся для флоры данного района видов секции — *P. davisiae* Brewer, *P. newberryi* Small, *P. alascanum* (Small) Wight, *P. phytolaccaefolium* Meisn., *P. alpinum* auct. fl. N. Am. — в данном сообщении рассматриваются три последние. В противовес нынешним американским авторам, объединяющим эти три вида в один *P. phytolaccaefolium* Meisn., в статье на основе сравнительной характеристики делается вывод об их четкой разграниченности. При этом *P. alpinum* auct. fl. N. Am. резко отличается и от евразиатского *P. alpinum* All., за которого его принимали, поэтому он выделен в качестве самостоятельного вида, названного *P. smallii*.

В ходе изучения видов секции *Aconogonon* Meisn. флоры СССР нам удалось ознакомиться и с представителями данной секции, населяющими Северную Америку. Виды североамериканской части ареала секции и их отношение к видам северо-восточной Азии имеют существенное значение в деле изучения последних, так как эти две группы видов, бесспорно, тесно связаны между собой.

Для флоры Северной Америки разными авторами приводились пять видов из нашей секции. Краткая история изучения этих видов такова. В 1872 г. Бревер описал *P. davisiae*. В 1892 г. Мейснер в работе Смолла (Small) «Предварительный список североамериканских видов горцов» дал описание второго вида — *P. phytolaccaefolium*, а в 1894 г. Смолл выделяет *P. newberryi*, родственный предыдущему виду. В 1895 г. вышла монографическая обработка Смолла североамериканских видов *Polygonum* L., в которой критически рассмотрены, в частности, виды данной секции. Смолл, признавая три вышеназванные вида, одновременно приводит для Северной Америки и евразиатский *P. alpinum* All. и дает подробное его описание. При этом он признал разновидность данного вида, описанную Келлером (Keller, 1891 г.) под названием *P. polymorphum* Ledeb. var. *foliosum*, (заменяя соответственно видовой эпитет *polymorphum* на *alpinum*) и выделяет новую разновидность этого же вида — var. *alascanum*. Эта разновидность Уайтом (Wight, 1944 г.) была возведена в ранг вида.

Надо сказать, что обработка Смолла остается лучшей среди всех вышедших по сегодняшний день работ, посвященных североамериканским видам секции.

Близкородственные друг другу *P. davisiae* и *P. newberryi* особого интереса для нас не представляют, так как не имеют викариантов в нашей флоре и, вероятно, являются автохтонными формами.

Объектами нашего рассмотрения послужили три остальных вида — *P. phytolaccaefolium*, *P. alascanum* и *P. alpinum* auct. fl. N. Am.

Сравнительное изучение материалов [1] заставило нас прийти к выводу, что евразиатский *P. alpinum* All. и тот материал из Северной Америки, который американские ботаники определяют как *P. alpinum* (Hooker, 1840; Watson, 1880; Meisner, 1892 г.; Small, 1895), не одно и то же.

Отмечают это и современные американские авторы (Brenkle in: Davis, 1952; Hitchcock и др., 1964), но они склонны объединять рассматриваемые виды в один *P. phytolaccaefolium*.

Ниже приводится сравнительная характеристика *P. phytolaccaefolium*, *P. alpinum* auct. fl. N. Am., *P. alascanum* (см. таблицу).

P. alascanum (Small) Wight, отличаясь от двух сопоставляемых с ним видов, по морфологическим особенностям наиболее близок к восточносибирским *P. tripterocarpum* A. Gray ex Rothrock., *P. amgense* V. Mich. et V. Perf., однако последние отличаются от него значительно крыловидно разрастающимися оболочками плода, голыми цветоносами, меньшими размерами листа, стебля и т. д.

Отличия между *P. phytolaccaefolium* и *P. alpinum* auct. fl. N. Am. очевидны: они выражены в высоте стебля, наличии или отсутствии боковых ветвей, в различиях формы, опушенности и консистенции листовой пластинки, в особенностях черешка, соцветий, цветоножки, в размерах зрелых плодов и т. д. Однако в последних флористических работах, затрагивающих данные виды (Brenkle in: Davis, 1952; Hitchcock и др., 1964), авторы придерживаются противоположного мнения. Оно, нам кажется, вызвано некоторыми отличиями, отмеченными в описании самого Смолла (Small, 1895). Он для *P. phytolaccaefolium* приводит такую характеристику: «цветоножки 2 мм дл., сочлененные выше середины; плоды 4 мм дл., скрытые в околоцветнике», указывая при этом высоту стебля 40—80 см. А для *P. alpinum* auct. fl. N. Am. non All. — «цветоножки 3 мм дл., тонкие, слабые, плоды 4 мм дл., выступающие из околоцветника», высота стебля — 90—200 см. При указываемой Смоллом сопряженности высоты стебля и характеристик цветка и плода, определение принадлежности образцов к какому-нибудь из этих видов в значительной степени затрудняется, особенно если учесть, что размеры плодов для обоих видов даются одинаковыми.

Наше знакомство с гербарными образцами показало, что растения с сочлененными (под околоцветником) короткими цветоножками (1—1.5 мм дл.) и скрытыми в околоцветнике плодами (3.5 мм дл.) обычно имеют стебли

---

[1] При этом мы пользовались гербариями Смитсоновского института (FI), Института ботаники Флорентийского университета (LE), руководителям которых выражаем свою признательность за любезно предоставленный в наше распоряжение материал, а также гербариями Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (LE), Томского государственного университета им. В. В. Куйбышева (TK), Восточно-Сибирского биологического института СО АН СССР (IRK), Ташкентского государственного университета им. В. И. Ленина (TAK), Института ботаники АН Казахской ССР (AA), Института биологии АН Киргизской ССР (FRU).

Сравнительная характеристика изучаемых североамериканских видов *Polygonum*

Изучаемый орган; распространение	*P. phytolaccaefolium* Meisn.	*P. alpinum* auct. fl. N. Am.	*P alascanum* (Small) Wight
Стебли	Прямые, 90—200 см выс. голые, бороздчатые, без пазушных олиственных ветвей	Слегка извилистые, 50—90 см выс., опушенные под узлами, гладкие, цилиндрические, с короткими пазушными олиственными цветоносными ветвями	Прямые, 60—120 см выс., голые, бороздчатые, неветвистые
Листья	Широколанцетные, 10—15 см дл. и 3—6 см шир., рассеянно опушенные, по краю реснитчатые, с округлым или клиновидным основанием, острой верхушкой	Эллиптические, 6—12 см дл., 2.5—5 см шир., абсолютно голые, края без ресниц, пластинка к обоим концам равномерно суженная, с клиновидным основанием и туповатой верхушкой	Широколанцетные, 8—14 см дл., 3—6 см шир., голые, с округлым или сердцевидным основанием, длинно заостренной верхушкой
Соцветия	Верхушечные и пазушные, 15—25 см дл. раскидистые безлистные метелки.	Сидящие на верхушках стебля и олиственных боковых ветвей кисти	Верхушечные небольшие метелки
Цветоножки	При плодах не удлиняющиеся, 1—1.5 мм дл., всегда сочлененные под околоцветником	При плодах достигающие 4 мм дл., тонкие, без сочленения	При плодах удлиненные, до 4 мм дл., тонкие, сочлененные на середине или ближе к основанию
Околоцветник	3—3.5 мм дл.	3—4 мм дл.	2—2.5 мм дл.
Плоды	Зрелые плоды около 3.5 мм дл., 2 мм шир. с твердой кожистой светло-коричневой оболочкой, равны или незначительно выступают из околоцветника	Зрелые плоды 6—7 мм дл. и 4—5 мм шир., с твердой кожистой коричневой оболочкой, только с нижней половины охваченные околоцветником	Зрелые плоды до 4 мм дл. с тонким, пленчатым отстающим от семени околоплодником оливкового цвета, едва выступающим из околоцветника
Распространение	Сьерра-Невада, Каскадные горы	Горы Буттер-Рут, Голубые горы, горы Сотут, Гумбольдтовы горы в Неваде	Аляска, Юкон

значительно выше 1 м и, наоборот, растения с тонкими удлиняющимися до 4—5 мм цветоножками без сочленения и сильно выступающими из околоцветника плодами 6—7 мм дл., как правило, не превышают в высоту 80—90 см, причем различия видов по особенностям цветоножки и размерам плода, по нашим данным, более резкие (рис. 1).

Мы в разграничении этих видов исходим из данных генеративной сферы, приводимых в описании Смолла, так как именно они наиболее отвечают подлинным экземплярам автора. Приводим данные Смолла: *P. phytolaccaefolium*: «California. Th. Bridges, N 290» и Washington. Mount Adam's. 12 VIII 1882. Thomas Howell». (US).

P. alpinum auct. fl. N. Am.: «US Geological expolotation of the 40 th. parallel, under clarense Kung. E. Humbold Mts., Nevada, 4000 ft. VIII 1867. Sereno Watson» (US).

Поэтому высота стеблей в нашей характеристике видов отличается от указанных автором вида.

Особенностям генеративной сферы, в частности таким, как длина цветоножки, наличие или отсутствие сочленения и место расположения последнего на цветоножке, размеры околоцветника и плода, мы придаем большое значение и считаем, что они должны играть немаловажную роль в систематике видов секции, поскольку то или иное их проявление подчиняется определенным закономерностям. Так, тонкие удлиняющиеся к периоду плодоношения до 4 м длины цветоножки характерны для *P. polystachyum* Wall., *P. latifolium* Kotshy et Boiss., *P. bucharicum* Grig., *P. panjutinii* Charkev., *P. glaberrimum* Kitam., *P. rumicifolium* Royle, *P. hissaricum* M. Pop., *P. zaravshanicum* Zak., *P. nuristanicum* Kitam., а также *P. tripterocarpum* A. Gray ex Rothrock, *P. alascanum* (Small) Wight, *P. relictum* Kom., *P. amgense* V. Mich. et V. Perf. и для рассматриваемого нами *P. alpinum* auct. fl. N. Am. При этом первая группа видов характеризуется отсутствием сочленения на цветоножке, значительным разрастанием околоцветника при плодах, и все виды этой групы распространены в Гималаях и к западу от них до гор Малой Азии, Кавказа, Памиро-Алая. Вторая группа видов характеризуется наличием сочленения на середине цветоножки, значительным разрастанием оболочки плода к периоду их созревания при неизменных размерах околоцветника. Виды данной группы в своем распространении тяготеют к району северной части Тихого океана.

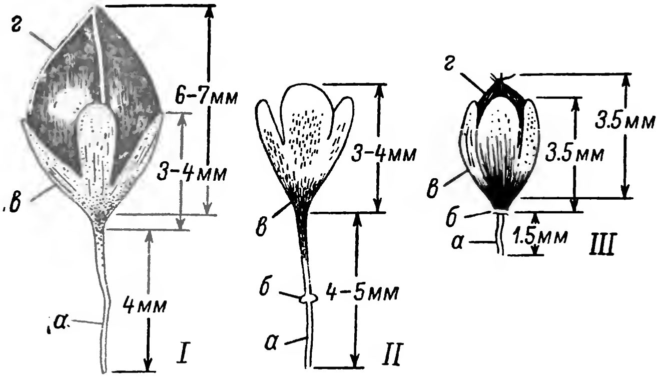


Рис. 1. Сравнительная характеристика частей цветка и плода североамериканских видов секции *Aconogonon*.

I — *Polygonum smallii*, II — *P. alascanum*, III — *P. phytolaccaefolium*; *а* — цветоножка, *б* — сочленение, *в* — околоцветник, *г* — плоды.

Всем остальным видам секции, распространенным в Гималаях и к востоку от них, особенно нашим дальневосточным и восточносибирским видам, включая и широкораспространенный *P. alpinum* All., свойственны короткие, не более 2 мм дл., равномерно утолщенные, всегда сочлененные под околоцветником цветоножки, неизменяющиеся в размерах от цветения к плодоношению околоцветники, неразрастающиеся оболочки плодов. К этой группе видов из североамериканских относится *P. phytolaccaefolium* Meisn.

В силу сказанного считаем, что своеобразная форма, приводившаяся для флоры Северной Америки под названием *P. alpinum* не только не может быть объединена с *P. phytolaccaefolium* Meisn. в один вид, но они не могут быть сведены даже в одну серию. По нашим данным, и ареалы их четко разграничены: *P. alpinum* auct. fl. N. Am. на основе материалов Гербария Смитсоновского института характерен для Голубых и Уолловых гор (Восточный Орегон), а также гор Биттер-Рут, Сотут и др. (Айдахо), Гумбольдта и Тринити (Невада), в то время как *P. phytolaccaefolium* Meisn. распространен в горах Сьерры-Невады (Калифорния, Невада) и на Каскадных горах (Вашингтон и Орегон) (рис. 2).

Вместе с тем *P. alpinum* auct. fl. N. Am. отличается от евразиатского *P. alpinum* All. (Allioni, 1785), которого по праву приоритета следует называть *P. undulatum* Murr. (Murray, 1774). При сопоставлении эти виды выглядят следующим образом:

P. alpinum All.	*P. alpinum* auct. fl. N. Am.
Стебель 45—110 см выс., опушенный, с обильно олиственными боковыми ветвями, всегда стерильными.	Стебель 50—90 см выс., гладкий с короткими пазушными олиственными цветоносными ветвями.
Листья 5—12 см дл., 1—1.5 см шир., ланцетные, на коротких 1—1.5 см дл. черешках или почти сидячие, опушенные.	Листья 6—12 см дл. и 2.5—5 см шир., эллиптические, голые, края без ресниц, на коротких окрыленных черешках.
Соцветия только на верхушке главной оси, 10—15 см дл., безлистные метелки.	Соцветия — сидящие на верхушке главного побега и боковых ветвей кисти.
Цветоножки короткие, 1—1.5 мм, сочлененные под околоцветником.	Цветоножки 4 мм дл., тонкие, без сочленения.
Плоды 3.5—4.5 мм дл.	6—7 мм дл., сильно выступающие из околоцветника.

P. alpinum All. распространен на Пиренеях, в Альпах, Карпатах, на западных причерноморских горах Малой Азии, на Кавказе, Средне-Русской возвышенности, на Среднем и Южном Урале, на Казахском мелкосопочнике, Северном Тянь-Шане, Алтае, в Саянах и на хр. Хангай в Монголии. Восточная граница его ареала проходит по линии хр. Хангай—оз. Байкал—Центральная Якутия.

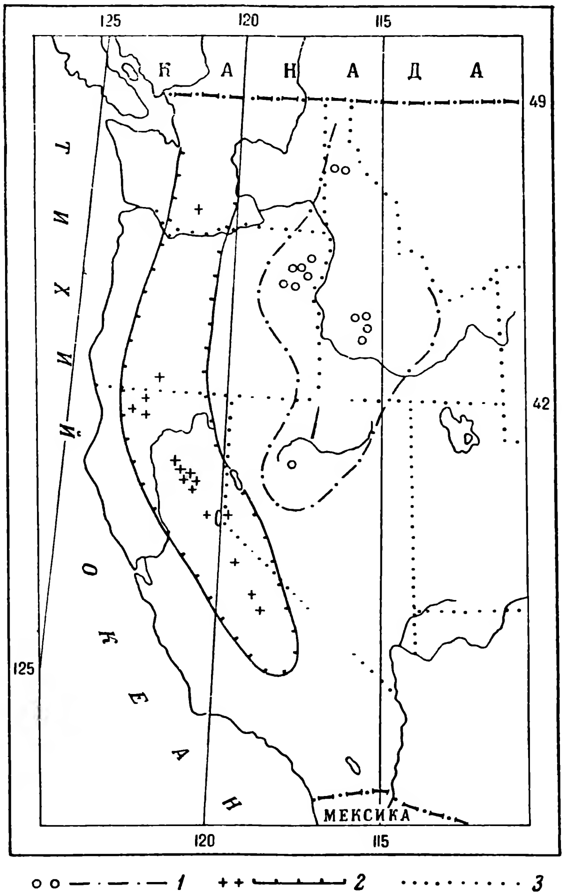


Рис. 2. Распространение североамериканских видов секции *Aconogonon*.

1 — *P. phytolaccaefolium*, 2 — *P. smallii*, 3 — границы штатов США.

На основе вышесказанного мы приходим к выводу, что *P. alpinum* auct. fl. N. Am. следует считать особым видом, совершенно отличающимся и от евразиатского *P. alpinum* All., который мы предлагаем назвать *P. smallii*, в честь известного ботаника, монографа североамериканских видов рода *Polygonum* L. — И. К. Смолла. Ниже приводится описание данного вида.

Polygonum smallii Kongar. sp. n. (sect. *Aconogonon* Meisn.) — *P. alpinum* auct. fl. N. Am., non All. Hooker, Fl. Bor. Amer. (1840) : 131; Meisner in Small, Prelim. List Amer. species *Polygonum* (1892) : 360, pro parte; Small. Monograph. North Americ. *Polygonum* (1895) : 32, pro parte; — *P. polymorphum* auct. fl. N. Amer., non Ledebour, Watson, Botany California, vol. II (1880) : 15: Macoun, Cat. Canad. plants III (1886) : 412. — *P. phytolaccaefolium* auct. fl. N. Am., non Meisn. Brenkle in Davis, Fl. Idaho (1952) : 255; Hitchcock, Cron-

quist, Ownbey, Thompson, Vascular plants Pacific Northwest, Part 2 (1964) : 161.

Herba perennis. Caules recti 50—90 cm alti, glabri, ramulis floriferis axillaribus brevibus. Ochreae membranaceae, vix pubescentes. Folia elliptica vel elongato-ovata, 6—12 cm longa 2.5—5 cm lata, apice obtusata, basi cuneata, petiolata, petiolis brevibus ad 1.5 cm longis alatis.

Inflorescentiae racemosae parvae apice caulium et ramorum lateralium foliosorum sitae. Flores terni, bracteis brevibus ad 1 mm longis membranaceis praediti. Pedicelli in fructibus elongati ad 4—5 mm longi, tenues, non articulati. Perigonium 3—4 mm longum. Fructus maturi 6—7 mm longi, 4—5 mm lati, pericarpio duro coriaceo, in parte tantum inferiore perigonio cincti.

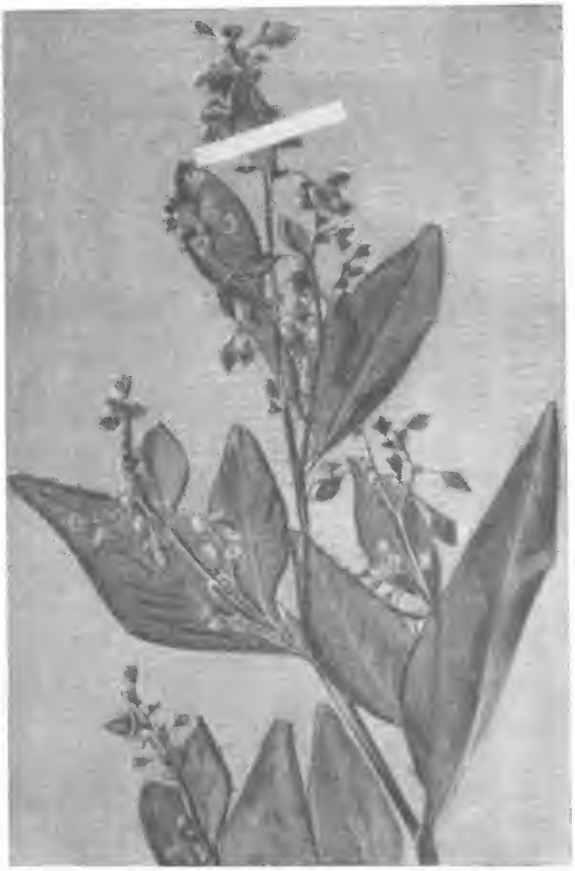


Рис. 3. Верхняя часть стебля *Polygonum smallii*. Типовой экземпляр: «Idaho. Valley County. Granite slopes of Gold Fork Lookout Payette Nat. Sawtooth Mts., 8000 ft. 9 VII 1937. I. W. Thompson (LE)».

Typus: «Idaho. Valley County. Granite slopes of Gold Fork Lookout Payette Nat. Sawtooth Mts., 8000 ft. 9 VII 1937. I. W. Thompson» (LE).

Paratypus: «Idaho. Abundautin placet: ibead of Bear Gulch, Sawtooth Mts. 6 VIII 1909. C. N. Woods and Jvar Tiberstrom»; «Idaho. Abundaut av Nead of Sitti Smoky breek, Sawtooth Mts. 7 VIII 1909. C. N. Woods and Jvar Tiberstrom»; «Idaho. Custer County. Alpine rock slides of Heyburn, Sawtooth Range. 9500 ft. 4 VIII 1936. J. W. Thompson» (US).

Affinitas: Planta valde propria, foliis ac caule *P. divaricato* L. speciei dauro-manczuricae similis, a qua caulibus non flexuosis simplicibus humilioribus, inflorescentiis minoribus, pedicellis tenuibus elongatis non articulatis necnon fructibus majoribus et latioribus differt.

P. davisiae Brewer et *P. Newberryi* Small plantae nostrae affinis minutie omnium partium, caule foliisque valde pubescentibus, pedicellis brevibus articulatis et ceteris notis differt.

Specimina examinata: Idaho: Soldiv Mountain. 11000ft. 16 VII 1895. L. F. Henderson; Tofo of Mount Parke, 10 400 ft. 15 VIII 1895. B. W. Evermann; Payette Lake, 6500 ft. 24 VII 1899. M. E. Jones; Silver City, Owyhee County. Disintegrated granite slopes, 7000ft. 19 VII 1910. J. F. Macbridge; Silver City, Owyhee County. Dry rocky hillsides; 7000 ft. 20 VII 1911. J. F. Macbridge; Trinity Lake Region, Elmore County, 80 ft. 30 VIII 1910. J. F. Macbridge; Moist where growring. Near nead Stanley Creek Stanley, 8000 ft. L. K. M. and C. L. Worley; Idaho County. Devil's Chair, Lewis and Clark Trail from Kooskia to Missoula. 27 VII 1950. Quentin Jones; Region of the Cocur d'Alene Mountains, 1800 m. 9 VII 1895. John B. Leiberg; Cocur d'Alene. Gripli Peak along indsi, 5400ft. 7 VIII 32. J. Rust; Wiesners Peak. 8 VII 1892. H. Sandberg. Oregon: Baker County. Rocky slopes of Wallowa, Near Cornucopia. 18 VII 1936. J. W. Thompson; Wallowa County. Among granite boulders at edge of Mirror Lake, 7500 ft. Hudsonian, Lake Basin, Wallowa Mountains. 3 VIII 1935 L. Constance and C. Jacobs; Above Wallowa Sake. 23 VIII 1899. C. L. Shear Wallowa Mt. Rare 6000 ft. Basaltic avil, opel ground. W. C. Susick; Wallowa Mts. 7—8000 ft. 16 VII 1900. Wm. C. Cusick; Imnaha National Forest. Stanley Range. 7400 ft. 10 VIII 1907. A. W. Sampson, G. A. Pearson, Nevada: VIII 1864. Sereno Watson.

ЛИТЕРАТУРА

Григорьев Ю. С. (1936). Sect. *Aconogonon* Meisn. Flora URSS, V. — Allioni. (1785). Flora Pedemontana, 2. — Davis R. I. (1952). Flora of Idaho. — Hitchcock CL., A. Cronquist, M. Ownbey, I. W. Thompson. (1964). Vascular plants of the Pacific Northwest, part. 2. — Hooker W. I. (1840). Flora Boreali Americana on the Botany of the Northern parts of British America, 2. — Hultén E. (1944). Flora of Alaska and Yukon. — Hultén E. (1968). Flora of Alaska and Neighbouring territories. — Ledebour C. F. (1849—1851). Flora Rossica, III, 2. — Macoun X. (1886). Catalogue of Canadian plants. III. — Meisner M. D. (1826). Monographiae generis *Polygonum* Prodromus.— Meisner M. D. (1856). *Polygonaceae.* In De Candolla Prodromus. . ., XIV, 2. — Murray. (1774). Systema vegetabilium. — Small I. K. (1892). A Preliminary List of American Species of *Polygonum.* Bull. Torr. Bot. Club, 19, 12. — Small I. K. (1894a). New and interesting species of *Polygonum.* Bull. Torr. Bot. Club, 21. — Small I. K. (1894б). Notes on some of the rarer species of *Polygonum.* Bull. Torr. Bot. Club, 21. — Small I. K. (1895). A monograph of the North American species of the genus *Polygonum.* Memoirs Depart. Botany Columb. coll. 1. — Watson S. (1880). Botany of California. Geolog. Surv. Californ., 2.

Педагогический институт
им. А. И. Герцена,
Ленинград.

(Получено 9 VI 1972).

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК (019.941) 581.9 (477) : 580.027.2

В. И. Чопик. Редкие растения Украины. (**В. І. Чопик.** Рідкісні рослини України). Изд. «Наукова думка», Киев, 1970 : 1—188, 116 рис. (карты, растения), лит. 66 названий, алфавитный указатель украинских и латинских названий растений. Тираж 29 000. На укр. яз.

V. I. BURCHAK-ABRAMOVICH. N. I. CHOPIK.
RARE PLANTS OF THE UKRAINE, 1970

Книга посвящена редким диким растениям Украины, заслуживающим охраны, и является первой по данному вопросу в СССР. Она аналогична таким зарубежным изданиям по охране природы, как, например, «Охраняемые в Польше растения» (Вл. Шафер, Краков, 1958), или «Охрана растений в Польше» (Л. Свейковский, Лодзь, 1956) и др. Было бы весьма полезным издание таких же книг и в других республиках СССР.

На территории УССР произрастает до 3500 видов диких высших сосудистых растений, из них 187 (5.5%) относятся к редким, многим из которых угрожает исчезновение, если не будут приняты меры к их охране. В книге редкие растения рассматриваются по естественноисторическим районам УССР (Карпаты, Полесье, лесостепь, степь, Крым). Наибольшие изменения природы в историческое время под влиянием человека произошли на Украине в степи, а «в последние десятилетия высокими темпами изменяется ландшафт и структура растительного покрова Карпат».

Во вступительной части автор останавливается на основных положениях охраны природы, воздействии антропогенных факторов на природу, начиная с древнейших времен, истории взятия под охрану редкостных растений в отдельных странах, начиная с 1878 г., когда в Швейцарии был взят под охрану эдельвейс. В настоящее время в ГДР под охраной находится 108 видов диких растений, в Польше — 85 видов, в ЧССР — 108 видов. В СССР под охраной находится: в Литовской СССР 175 видов, в Эстонской ССР — 56, в Молдавской ССР — 15, в Белорусской — 40 видов. В конце книги отдельная глава посвящена мероприятиям по охране редких растений, приводятся рекомендации по урегулированию, ограничению и запрету собирания редких диких растений. Подчеркивается огромное значение заповедников и заказников в деле охраны естественной флоры, а также ботанических садов в сохранении растений, уже исчезнувших в диком состоянии (например, гинкго, сицилийская пихта).

Главное содержание книги составляют перечень и характеристика редких видов диких растений. Виды расположены в алфавитном порядке украинских названий по пяти отдельным природным районам. В списке растения, подлежащие полной охране, обозначены буквой «п», частичной охране — буквой «ч». Приведем краткие данные о наиболее интересных растениях из списка Чопика.

Карпаты. В Карпатах автор выделяет 75 видов, требующих охраны (52 полной охраны, остальные частичной). В связи с развитием туризма и интенсивными лесоразработками необходимы срочные меры к охране редких растений Карпат, особенно имеющих красивые цветки. Альпийский эдельвейс *Leontopodium alpinum* Cass., білотка, в СССР растет только в Карпатах, но он сильно истреблен любителями сувениров и находится на грани исчезновения, сохранился лишь на горах Близнецы, Драгобрат, Черногора, Ненська и Герашаска; на полонине еще в 1964 г. было около 100 экземпляров, сейчас остались лишь единичные растения. *Syringa josikaea* Jacg., дикая сирень, в СССР встречается только в ряде пунктов Восточных Бескидов. *Campanula carpatica* Jack. — карпатский эндем. *Dryas octopetala* L. — единственное в УССР местонахождение дриады — на с.-в. склоне горы Близнецы. *Linnaea borealis* L. встречается на Полесье и в единственном пункте в Карпатах — на горе Брескул на высоте 1444 м над ур. м. *Larix polonica* Racib. в Карпатах растет только в 3 местах. *Aquilegia transsilvanica* Schur. — на Карпатах, известна тоже только в 3 пунктах. *Primula farinosa* L. в УССР сохранилась только в окрестностях сел. Ясиня в Закарпатье. *Colchicum autumnale* L. — в Карпатах и лесостепной зоне Украины. Катастрофически быстро исчезает из-за его красивых цветков. *Pinus cembra* L. уцелел в ряде мест Карпат. *Saussurea discolor* (Willd.) DC. — в УССР только на горе Великий Камень. Из 14 видов *Gentiana* (тирлич), произрастающих в УССР, автор предлагает взять под охрану 5 карпатских видов и 2 из других зон УССР. *Taxus baccata* L. растет в Карпатах и в Крыму; со второй половины XIX в. рубка тиссов в Карпатах запрещена. В Крыму на Ай-Петри сохранился самый крупный экземпляр тисса, имеющий возраст около 1200 лет, диаметр ствола 125 см. *Juniperus sabina* L. растет в Крыму и в одном пункте в Карпатах.

Украинское Полесье. Здесь автор предлагает 28 видов растений к полной охране и 10 к частичной. *Lycopodium selago* L. сохранился в Карпатах и очень редко на Полесье. *Trapa natanas* L. в Закарпатье, Полесье, местами в лесостепной зоне. *Woodsia ilvensis* R. Br. очень редко на скалах по р. Тетереву и р. Гнилопяти. *Hedera helix* L. (прочита́н, плющ) в Карпатах, очень редко на восток до г. Винницы, в Крыму — близкий вид *H. taurica* Carr. *Rhododendron luteum* Sweet — на Украинском Полесье, ближайшие два островных местонахождения известны в Польше.

Лесостепная зона. Предлагается 51 вид к полной охране, 20 видов к частичной охране. *Sorbus torminalis* (L.) Crantz растет в Карпатах, Крыму и ю.-з. части днепровского Правобережья. *Euonymus nana* M. B. очень редок в степной части Правобережья, третичный реликт. *Daphne sophia* Kalen. — В УССР по р. Вовчей, Харьковская обл., *Daphne taurica* Kotov — эндем Крыма. *Schivereckia podolica* Andrz. встречается изредка в отдельных пунктах, классическое местонахождение возле г. Кременца уничтожено. *Woodsia alpina* Gray — в Карпатах и одном пункте Донецкой обл. (Каменные Могилы). *Cephalaria litwinowii* Bobr. — в УССР только возле сел. Верхняя Дуванка Ворошиловградской обл. *Achillea glaberrima* Klok. — эндемик заповедника Каменные Могилы. *Eremurus spectabilis* M. B. — найден в 3 пунктах на крайнем востоке УССР. На территории УССР предлагаются к полной и частичной охране все 12 видов ковылей и все 5 видов диких тюльпанов.

Крым. Рекомендуется полная охрана 47 видов и частична 10 видов растений. *Adiantum capillus-veneris* L. — в Крыму известен в 3 пунктах, изредка встречается на Подолии. *Asplenium viride* L. — весьма редок в Крыму, Карпатах и Подолии. *Betula verrucosa* Ehrh. в Крыму обитает только возле Головкинского водопада. *Ruscus hippoglossum* L. — редко в горах Крыма. *Ruscus ponticus* Woron. встречается несколько чаще. *Phyllitis scolopendrium* (L.) Newm. — редок в Карпатах, в Крыму известен в 2 местах (Великий Каньон и Чатырдаг), редок в Подолии и уцелел возле г. Житомира на Волыни, однако, по нашим данным (Н. И. Бурчак-Абрамович), возле г. Житомира его уже нет и нам этот вид папоротника здесь во время многочисленных экскурсий не встретился. Зато нами он найден в ограниченном количестве в Крыму на стенках древних колодцев на горе Митридата в г. Керчи, т. е. в условиях, аналогичных с произрастанием *Ph. scolopendrium*, — на стенках старинных колодцев на Апшеронском полуострове возле г. Баку и в древних водохранилищах пещерного монастыря Удабно в Гареджийской степи к востоку от г. Тбилиси (наши исследования). *Pinus stankeviczi* (Suk.) Fomin —только в Крыму на мысе Айя (до 1000 экз.) и возле г. Судака, крымский эндем. *Arbutus andrachne* L. — в Крыму по обрывам от мыса Айя до горы Кастель. *Tulipa callieri* Hal. et Lev. растет только возле г. Судака, крымский эндем. *Pistacia mutica* E. et M. — редко в Крыму; в Никитском ботаническом саду один экземпляр имеет ствол в обхвате до 8 м, возраст до 1000 лет. *Cyclamen kuznetzowii* Kot. et Czer. — редко в 3 пунктах Крыма, крымский эндем *Juniperus excelsa* M. B. в Крыму достигает тысячелетнего возраста (окр. г. Судака и др.). *J. foetidissima* Willd. — известно несколько отдельных местонахождений на северных склонах главной горной гряды.

Отдельная глава посвящена диким орхидным флоры УССР, все виды которых автор на территории УССР предлагает взять под полную охрану (57 видов), также как это имеет место в ГДР и Польше. Особая глава посвящена насекомоядным растениям УССР, заслуживающим полной охраны, это *Drosera rotundifolia* L., *D. intermedia* Hayne, *D. angelica* Huds., *Pinguicula vulgaris* L. — в Карпатах, Полесье и в Подолии возле г. Летичева. *Pinguicula alpina* L. — в Карпатах.

Конечно, 187 видами не исчерпываются все дикие растения украинской флоры, требующие для своего существования охраны и заботы человека. Дальнейший список охраняемых растений на территории УССР будет пополняться. Так автор книги не включил в список очень редкий папоротник — *Anogramma leptophylla* (L.) Link, найденный в Крыму на горе Кастель возле г. Алушты 26 IV 1900 г. Н. Пурингом. Мы не знаем, были ли сделаны здесь повторные сборы этого папоротника, кроме Крыма он был найден в 1883 г. на р. Псупсе возле г. Поти Г. Радде и Кенигом, затем в 1945 г. собран нами возле г. Баку. *Colchicum fomini* Bordz. был нами найден около 40 лет тому назад осенью в окр. сел. Гребеники Одесской обл. и по собранным нами экземплярам описан Е. И. Бордзиловским как новый эндемический вид. Нам остается неизвестной дальнейшая судьба этого безвременника, отличающегося замечательно красивыми цветками, продолжает ли он еще расти на последних клочках степной целины или исчез с лица Земли вместе с этими участками целины, еще лет 40 тому назад кое-где остававшейся на склонах балок возле сел. Гребеники.

В. И. Бурчак-Абрамович

Тбилиси.

(Получено 10 V 1971).

УДК (019.941) 58 : 54—43

Теоретические вопросы фитоиндикации.
(Под ред. А. А. Корчагина). Изд. «Наука», Л., 1971 : 1—273. Ц. 2 р. 10 к.

B. M. MIRKIN THEORETICAL PROBLEMS OF PHYTOINDICATION, 1971

Новый сборник, выпущенный Ленинградским отделением издательства «Наука», включает 37 статей, прямо и косвенно связанных с проблемой оценки среды по растительному покрову.

В сборнике четыре раздела, соответственно названные «Флористические и фитоценотические признаки как индикаторы среды», «Фитоиндикаторы динамики среды», «Эколого-биологические и анатомо-морфологические признаки растений как индикаторы среды» и «Биохимический состав растений как индикатор среды». Сразу заметим, что четвертый раздел назван неудачно, так как анализы золы растений вряд ли можно отнести к разряду биохимических.

Первый раздел открывается статьей А. А. Корчагина «Использование растительных сообществ как индикаторов среды». Автор рассматривает классификацию фитоиндикационных исследований и их место в системе наук. Нельзя не согласиться с необходимостью различения фитоиндикационных исследований в широком понимании и геоботанической индикации или индикационной геоботаники. Первое понятие охватывает также и индикационную анатомию, индикационную морфологию, индикационную физиологию и т. д., а второе обозначает исследования, где информацию об условиях среды получают на основе анализа признаков структуры фитоценозов.

К числу работ теоретического плана следует отнести также и статью Б. А. Юрцева и В. В. Петровского «Об индикационном значении флористических комплексов на Северо-Востоке СССР», где рассмотрены принципы выделения эколого-ценотических групп видов и флоро-ценотических комплексов, связанных с определенными экологическими нишами ландшафтов. Общие положения проиллюстрированы закономерностями географического распространения кальцефильной флоры на Северо-Востоке СССР. В целом интересная работа несколько перегружена сведениями флорогенетического порядка, которые, несмотря на несомненную научную ценность, все же стоят в стороне от основного круга вопросов, обсуждаемых в книге.

Статьи Е. П. Матвеевой «Фитоиндикаторы общего комплекса условий существования, частных особенностей среды обитания и отдельных почвенных горизонтов», Е. В. Сохадзе «Значение флористических и фитоценотических индикационных признаков при ботанико-географическом изучении и районировании горных стран (на примере Западной Грузии)», Дз. Апаля-Шидлене «Об индикаторных биоэкогруппах» и А. М. Швыряевой «Перспективы использования синузиального строения фитоценозов для индикационных целей» показывают результаты установления связей растительности и различных признаков почв. Все авторы, бесспорно, опытные исследователи с хорошо развитой интуицией и потому умеют выявлять закономерности природы через посредство внутреннего синтеза. И тем не менее нельзя не высказать сожалений, что все установленные закономерности не подтверждены никакими количественными данными и потому их объективность нельзя проверить.

Статья Г. С. Сабардиной, И. Я. Фатаре, З. П. Эглите и Я. Я. Юкна «Выявление индикационного значения отдельных видов луговых растений как показателей химизма почвы» выгодно отличается от прочих публикаций попыткой статистически оценить связь распределения видов и некоторых признаков химизма почв. К сожалению, использованный математический аппарат не вполне корректен. «Кривые сопряженности» (распределения эмпирических вероятностей встреч видов в условиях различных отрезков градиента фактора индикации при принятии за единицу суммы всех случаев встреч вида) показывают не столько отношение вида к фактору, сколько структуру выборки, т. е. соотношение почв с разной реакцией раствора или другими признаками. Преобладание условий любого класса градиента резко повышает вероятность встречи вида и тем самым «затягивает» пик кривой, который уже не может рассматриваться как экологическая мода. Если структура выборок различная, различны будут и кривые сопряженности. Именно этим следует объяснять различия кривых, выявленные при анализе выборок из разных районов или разных формаций. Наконец, работе латышских ботаников вредит отсутствие в таблицах данных об общем числе площадок каждого класса градиента. Наличие этих данных позволило бы читателю заново обработать этот ценнейший и дорогостоящий материал. Следует в дальнейшем больше внимания уделить и вопросам репрезентативности получаемых данных.

Завершающая первый раздел статья И. Д. Юркевича, В. С. Гельтман и Н. Ф. Ловчий «Фитоценотические индикаторные признаки типов черноольховых лесов» вызывает принципиальные возражения самой постановкой исследования. Как нам кажется, авторы впали в логическую ошибку: вначале выделили по видам травяного яруса типы черноольховых ольсов, а потом доказали. . ., что эти виды индицируют типы черноольховых ольсов. Никаких прямых измерений факторов среды, контролирующих распределение типов леса, авторы не приводят. Не следует говорить о динамике покрытия и встречаемости, если эти показатели сопоставляются у нескольких типов леса. Тем более нельзя соединять кривой даты, полученные для разных типов, поскольку варьирование среды под разными типами многомерно и сами же авторы увязали их во многолучевую схему, а не в единый экологический ряд. Неудачно выражение «ядерные типы» (стр. 58) применительно к типам леса, помещенным в центр схемы Сукачева. Это наводит на ненужные аналогии с некоторыми разделами современной физики.

Второй раздел сборника представляет наибольший интерес. Статья С. В. Викторова «Индикация природных процессов» вводит читателя в круг новых понятий, связанных с изучением по растительности как целых ландшафтов, так и их элементов. Весьма ценным представляется анализ и сопоставление видов исследований этого рода и выделение прогнозной и стадийно-синхронной индикации, а также ретроиндикации (т. е. индикации уже произошедших изменений). Интересно предложенное С. В. Викторовым понятие «активный индикатор» для обозначения доминантов-индикаторов, обладающих сильным эдификаторным эффектом и потому способных либо вызывать эндодинамическую сукцессию, либо существенно влиять на характер экзогенной смены.

Весьма интересные данные, хотя, увы, опять чисто качественного плана, приводят О. С. Горожанкина в статье «Фитоиндикация изменений водного и солевого режима поймы Нижнего Дона» и Д. Я. Зацепина в статье «Фитоиндикаторы изменений водного и солевого режима на надпойменных террасах долины Маныча». Оригинальны исследования Н. Г. Москаленко («О возможности использования фенологических признаков для индикации динамики сезонного протаивания почв»), хотя читателю остается только догадываться о числе наблюдений и промеров, на основании которых выведены средние и интервалы варьирования отдельных вариант. Аналогичные упреки можно сделать и В. П. Денисенкову («Растительность верховых болот прибрежной зоны Дарвинского заповедника как показатель периодического затопления торфяников Рыбинского водохранилища»).

Отличное знание физико-географических процессов и аргументированные (но опять-таки на качественном уровне) попытки раскрыть их через посредство растительности мы находим в статьях Д. Н. Сабурова «Растительность как индикатор геоморфологических процессов в ландшафте карстовой равнины (Архангельская обл.)» и В. И. Турманиной «Растительность как индикатор лавин, селей, оползней».

Интересная в целом статья Ф. Н. Чалидзе «О возможности индикации относительного возраста четвертичных отложений по стадиям сукцессий растительности (на примере дельты р. Сырдарьи)» вызывает некоторые споры относительно приводимой сукцессионной схемы развития растительности в дельте Сырдарьи. Автор рассматривает параллельные серии для растительности русла, прирусловых валов, межрусловых понижений, бугристых эоловых песков. Сомнительно, чтобы в условиях бурных геологических преобразований, свойственных пойменному ландшафту, эти ряды были независимы и отсутствовали случаи конвергенции и дивергенции.

Ю. Л. Мартин («Использование лишайников как индикаторов времени обнажения горных пород»), развивая методы Р. Бешела, дал единственный в рецензируемом сборнике образец строгого количественного исследования, выводы которого можно оценить статистически. Контрастом к статье Ю. Л. Мартина выглядит сообщение В. Е. Рудакова «Годичный прирост деревьев как показатель гидрометеорологических условий», которое иллюстрирует «воинствующую астатистичность» взглядов автора. Вывод о большей информативности результатов анализа двух стволов по сравнению с анализом выборки большего объема выглядит парадоксальным. Возражения В. Е. Рудакова Г. Б. Гортинскому производят впечатление неубедительных.

В статьях третьего раздела рассматриваются возможности оценки среды на основе физиологических и анатомо-морфологических признаков растений. Физиологическим показателям и в первую очередь интенсивности транспирации посвящены статьи В. М. Свешниковой «О возможности использования эколого-физиологических и биолого-морфологических особенностей растений для индикации» и И. Н. Бейдеман «Роль индикационных исследований в установлении отношений между живой (растение) и косной материей». В. Н. Голубев в двух статьях «Эколого-географические закономерности и индикационное значение ритмики цветения растительных сообществ» и «Морфологические признаки растений как индикаторы условий среды» показывает возможности оценки климата по кривым цветения растений в сообществах разных типов растительности и оценки почвенных факторов по морфологическим особенностям растений. Особый интерес представляет первая статья Голубева, которая благодаря отличной проработке литературы является своеобразной сводкой о кривых цветения.

Статьи Н. С. Петруниной «Морфолого-анатомические особенности растений, произрастающих на почвах, обогащенных тяжелыми металлами», Л. П. Карпенко «Морфолого-анатомические признаки дубравных эфемероидов в различных условиях среды», В. И. Турманиной «Использование некоторых морфолого-анатомических особенностей деревьев для индикации склоновых процессов», И. Л. Крыловой «Годичный прирост как показатель условий местообитания», П. Л. Горчаковского и С. Г. Шиятова «Использование морфологических и фенологических признаков растений на Крайнем Севере и в высокогорьях для индикации снежного покрова» содержат ценные данные по разделу биоморфологической фитоиндикации. В большинстве статей этого раздела также отсутствует статистическая обработка, что несколько снижает их научную ценность.

Четвертый раздел сборника насыщен оригинальными данными, показывающими перспективность использования анализов золы растений для определения содержания в почве различных химических элементов.

В. В. Ковальский и Н. С. Петрунина в статье «К проблеме геохимической экологии растений в связи с фитоиндикационными исследованиями» рассматривают общие аспекты геохимической экологии растений. Все остальные статьи раздела (П. Л. Горчаковский и Н. Н. Никонова «Закономерности накопления редких элементов некоторыми высшими растениями и их значение для поисков рудных месторождений», Н. Н. Никонова «Опыт использования фитоиндикации при поисках месторождений редких элементов на Урале», Л. С. Демидова «Фитоценотические и биогеохимические признаки как индикаторы среды [при поисках полезных ископаемых]», М. Д. Скарлыгина-Уфимцева и Г. А. Березкина «Значение биогеохимических ореолов рассеяния при поисках сульфидных месторождений [на примере Яман-Касинского месторождения, Южный Урал]», В. В. Добровольский и М. В. Ржаксинская «Влияние ландшафтно-геохимических условий на состав микроэлементов в растительном покрове вертикальных поясов северного склона Кавказа», Т. Н. Моисеева «Опыт морфологической и геохимической характеристики некоторых видов, произрастающих на полиметаллических месторождениях Забайкалья», Н. Л. Загребина «Особенности распределения химических элементов в растениях Западного Тянь-Шаня», К. И. Кузина «Возможность использования растений при поисках месторождений бора», В. Р. Бенсман «Фитоиндикация и распределение микроэлементов на торфянике») комментируют положение об индикационном значении геохимической экологии растений фактическим материалом. Так же как и в статьях трех первых разделов, случаи обращения к статистике в этом разделе единичны, что не дает возможности оценить долю независимого варьирования объекта индикации и индикационного признака, а соответственно и тесноту их связи.

Заканчивая рецензию, нельзя не высказать удовлетворения выходом новой книги, сконцентрировавшей в себе достижения индикационной геоботаники последних лет и тем самым облегчившей ее дальнейшее развитие. В то же время вызывает сожаление отставание методического уровня индикационных работ. Репрезентативные выборки, где независимо учитываются объект индикации и индикаторы, и строго статистические методы обработки полученных данных — единственно возможный путь дальнейшего прогресса фитоиндикационных исследований.

Нельзя не упрекнуть издателей сборника, опубликовавших «Труды» Совещания едва ли не через четыре года после его проведения. Быть может, именно это обстоятельство сказалось на уровне работ, так как статистические методы в геоботанике в последние годы получили самое широкое распространение, они быстро развиваются и совершенствуются.

Б. М. Миркин.

Институт биологии
Башкирского филиала
Академии наук СССР,
Уфа.

(Получено 25 IX 1971).

ХРОНИКА

УДК 338.984.2 : 502.72 : 58 (477)

ПЕРСПЕКТИВЫ РАЗВИТИЯ ГЕОГРАФИЧЕСКОЙ СЕТИ ЗАПОВЕДНИКОВ В УКРАИНСКОЙ ССР

С 1 рисунком

S. S. KHARKEVICH AND A. K. YUSHCHENKO.
PERSPECTIVES OF DEVELOPMENT OF THE GEOGRAPHICAL NETWORK
OF RESERVES IN THE UKRAINIAN S. S. R.

Еще в 1957 г. Президиум АН СССР рассмотрел перспективный план развития сети заповедников в СССР, подготовленный группой ученых под руководством Е. М. Лавренко, и в своем постановлении «О рациональной сети заповедников СССР» (№ 677) одобрил его. В постановлении отмечено, что до настоящего времени не было перспективного плана развития сети заповедников. В опубликованном проекте перспективного плана географической сети заповедников СССР предусмотрено создание ряда заповедников также и в УССР (Лавренко и др., 1968).

Планомерная работа по организации охраны природы в УССР началась лишь после образования в 1967 г. Государственного Комитета Совета Министров УССР по охране природы. До 1968 г. на Украине было три государственных заповедника (Аскания-Нова, Черноморский и Украинский степной с четырьмя массивами — Михайловская целина, Стрельцовская степь, Каменные Могилы и Хомутовская степь), общей площадью 22 055 га. В 1968 г. были утверждены четыре новых заповедника: Полесский, Карпатский, Каневский и Луганский, заповедная площадь возросла до 56 847 га (0.09% от всей территории УССР). Семь заповедников Украины охватывают лишь шесть ботаникогеографических районов из 25 районов, выделенных на территории республики.

О темпах развития заповедного дела на Украине можно судить по следующему факту. Так, если на конец 1968 г.—начало 1969 г. под охрану государства было взято 99 объектов природы республиканского значения и 1251 объект местного значения (Липа та Федоренко, 1969; Ющенко, 1971), то по состоянию на 1 I 1972 под охрану взято более 2977 памятников природы, в том числе 106 объявлено памятниками природы республиканского значения, и значительные площади государственных лесов, имеющих защитное или водорегулирующее значение. Определенную роль в охране природы играют Азово-Сивашское и Крымское государственные заповедно-охотничьи хозяйства, занимающие площадь 64 438 га, и Днепровско-Тетеревское и Залесское государственные заповедные лесо-охотничьи хозяйства, имеющие площадь 65 680 га.

Значительную роль в улучшении дела охраны природы в республике должен сыграть принятый Советом Министров Украинской ССР в 1971 г. «10-летний план комплексного развития зеленых зон городов и поселков городского типа УССР на 1971—1980 гг.». Принято решение о проектировании Крымского и Прикарпатского государственных природных парков.

В январе 1972 г. Совет Министров Украинской ССР своим постановлением «О мерах по улучшению сети государственных заповедников и заповедного дела в Украинской ССР» (Постановление № 43) утвердил новую классификацию заповедных объектов и определил перечень территорий по ботаникогеографическим районам, в которых в 1972—1980 гг. следует организовать новые заповедники и заказники.

Согласно этому постановлению, учреждено пять категорий заповедных объектов: государственный заповедник, государственный заказник, государственный природный парк, памятник природы и парк-памятник садово-паркового искусства. Следует отметить, что, согласно закону «Об охране природы Украинской ССР», принятому в 1960 г., было только две категории заповедных территорий: заповедник и памятник природы.

Государственным заповедником является специально выделенная территория, имеющая особую научную или культурную ценность. Главная задача заповедников заключается в сохранении наиболее типичных для данного ботанико-географического района природных участков, восстановлении растительного и животного мира, особенно ценных в хозяйственном или научном отношениях видов. Природные богатства заповедников используются только для проведения научно-исследовательских работ в интересах народного хозяйства, медицины и культуры.

Государственный заказник создается с целью охраны отдельных видов растений и животных, типичных ландшафтов, геологических, палеонтологических объектов и т. п., на территории которого ограничивается только определенная хозяйственная деятельность.

Под государственный природный парк отводится живописная территория, соответственно упорядоченная и используемая для массового туризма и отдыха трудящихся.

Памятником природы республиканского значения является природный объект, имеющий выдающееся научное, культурное или историческое значение (мемориальные деревья, урочища, скалы, валуны, пещеры, водопады, родники, озера, болота и т. п.), с территорией до 100 га.

Памятник природы местного значения — это природный объект, имеющий научное, культурное или историческое значение, с территорией не более 5 га.

Кроме охарактеризованных категорий заповедных объектов, являющихся природными, предусмотрена категория парка-памятника садово-паркового искусства для охраны ботанических садов, дендрариев, парков и лесопарков, имеющих выдающееся научное, культурное или историческое значение. Парки-памятники могут быть республиканского и местного значения.

Заповедники, заказники, природные парки и памятники природы республиканского значения создаются или определяются Советом Министров УССР. Парки-памятники садово-паркового искусства республиканского значения создаются или определяются Госкомитетом Совета Министров УССР по охране природы. Памятники природы местного значения и парки-памятники садово-паркового искусства местного значения определяются или создаются исполкомами областных Советов депутатов трудящихся.

Что касается финансирования, то по заповедникам оно осуществляется из республиканского бюджета; заказники, памятники природы и парки-памятники садово-паркового искусства содержатся и охраняются за счет организации, в ведении которой они находятся, а природные парки осуществляют свою деятельность на хозрасчете.

Указанным Постановлением Совета Министров Украинской ССР в девятой и десятой пятилетках на территории республики предусмотрено создание 28 заповедников и заказников. Границы и площади их будут устанавливаться при оформлении объекта. Ниже дается краткая характеристика намечаемых заповедных территорий.

Намечаемые к созданию заповедники

1. Шацкие озера (Свитязь, Песочное, Луки, Кримнэ, Мошнэ и др.), находящиеся в Любомльском районе Волынской обл., б.-г. р-н (ботаникогеографический район) «Западное Полесье», обрамлены главным образом сосновыми (сфагновыми и длинномошниковыми) лесами (Андрiенко и др., 1971). Большой интерес представляет лесное болото Князь Багон, где встречается можжевельник обыкновенный *Juniperus communis* L. со своеобразной колонновидной кроной, водяной орех *Trapa natans* L., альдрованда *Aldrovanda vesiculosa* L. и др.

2. Цуманская пуща, находящаяся в Киверцовском районе Волынской обл. (б.-г. р-н «Западное Полесье»), отличается участками среднеевропейских широколиственных лесов с довольно полно представленной полесской фауной (кабан, косуля, пятнистый и благородный олени, лось и др.). Преобладают дубово-сосновые леса. Ведется работа по воссозданию популяции зубра европейского. Открыт мемориальный комплекс партизанской славы.

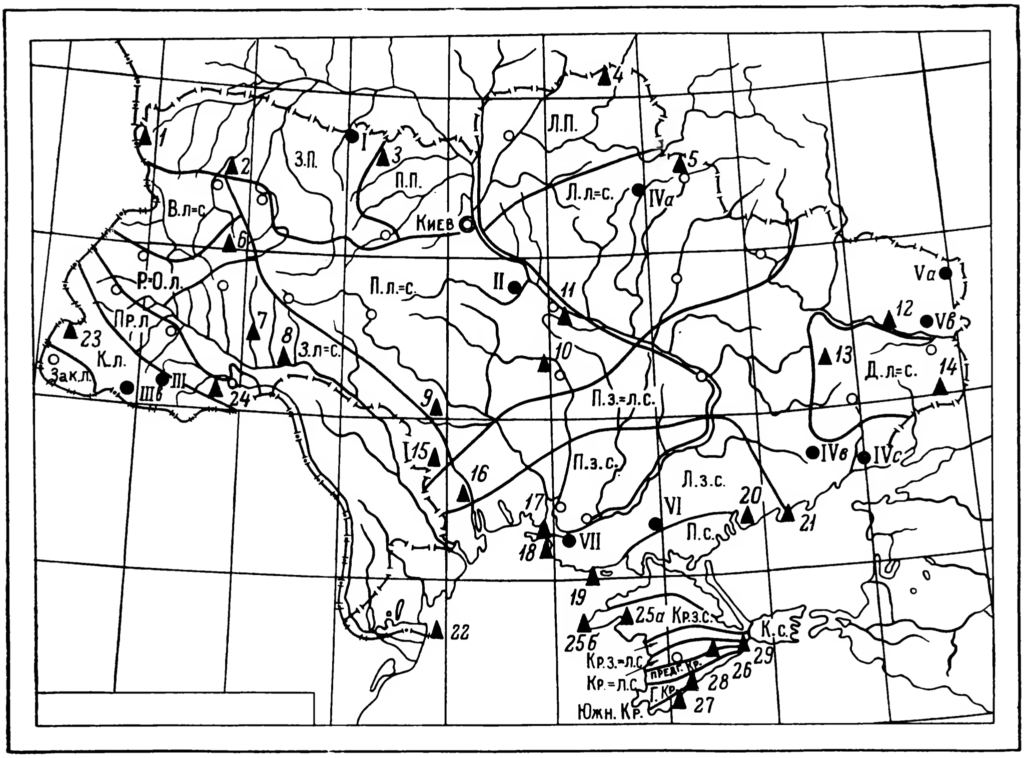
3. Овручско-Словечанский кряж, расположенный в Овручском районе Житомирской обл. (б.-г. р-н «Правобережное Полесье»), является уникальным «островом» наиболее древних на Украине докембрийских горных пород (овручские песчаники, красные и розовые кварциты). Здесь находятся островные местопроизрастания дуба скального *Quercus petraea* Liebl. на расстоянии около 300 км восточнее границы его ареала, рододендрона желтого *Rhododendron luteum* Sw., плюща обыкновенного *Hedera helix* L., березы темной *Betula obscura* Kotula и др. (Смик, 1964, 1969).

4. Старо-Гутянские леса, раскинувшиеся в Середино-Будском районе Сумской обл. (б.-г. р-н «Левобережное Полесье»), с характерным для западной части смешанных Брянских лесов обликом, особенно дубово-сосновых, и с редкими для УССР дубово-липово-сосновыми лесами.

Имеется сфагновое болото с рядом редких видов растений и растительных группировок.

5. Урочище «Банный Яр», находящееся в Сумском районе Сумской обл. (б.-г. р-н «Левобережная лесостепь»), расположено в глубоком овраге на правом берегу р. Псел. Склоны покрыты дубовыми, дубово-кленово-липовыми и дубово-ясенево-липовыми лесами, а тальвег — луговой растительностью. Произрастают реликтовые виды с дизъюнктивными ареалами: страусопер германский *Matteucia struthiopteris* (L.) Todaro, лунник оживающий *Lunaria redivida* L., зубянка луковичная *Dentaria bulbifera* L., звездчатка ланцетовидная *Stellaria holostea* L. и др. (Мринський, 1970).

6. Кременецкие горы находятся в Кременецком районе Тернопольской обл. (б.-г. р-н «Росточье-Опольские леса»), на восточной окраине Гологоро-Кременецкой низкогорной Подолии. Покрыты сосновыми, сосново-дубовыми и дубово-сосново-грабовыми лесами. На известняковых обнажениях представлена своеобразная кустарниковая растительность. На выходах сарматских песков сохранилась реликтовая флора с эндемичными видами. Выдающийся ландшафт страны (Белоусова и Денисова, 1967).



Географическая сеть действующих и намечаемых заповедников в Украинской ССР.

Ботаникогеографические районы УССР: *Зак. л.* — Закарпатские леса; *К. л.*— Карпатские леса; *Пр. л.* — Прикарпатские леса; *Р.-О. л.* — Росточье-Опольские леса; *З. П.* — Западное Полесье; *П. П.* — Правобережное Полесье; *Л. П.* — Левобережное Полесье; *В. л.-с.*—Волынская лесостепь; *З. л.-с.* — Западная лесостепь; *П. л.-с.* — Правобережная лесостепь; *Л. л.-с.* — Левобережная лесостепь; *Д. л.-с.* — Донецкая лесостепь; *П. з.-л. с.* — Правобережная злаково-луговая степь; *Л. з.-л. с.* — Левобережная злаково-луговая степь; *П. з. с.* - Правобережная злаковая степь; *Л. з. с.* — Левобережная злаковая степь; *П. с.* — Полынная степь; *Т. с.* — Тарханкутская степь; *К. с.* — Керченская степь; *Кр. з. с.* — Крымская злаковая степь; *Кр. з.-л. с.* — Крымская злаково-луговая степь; *Кр. л.-с.* — Крымская лесостепь; *Предг. Кр.* — Предгорья Крыма; *Г. Кр.* — Горы Крыма; *Южн. Кр.* — Южный Крым.

Действующие заповедники УССР: *I* — Полесский, *II* — Каневский, *III* — Карпатский (с филиалом «Уголька» — III*в*), *IV* — Украинский степной (степи: «Михайловская» — *IVa*, «Каменные Могилы» — *IVв*, «Хомутовская» — *IVc*), *V* — Ворошиловградский «Стрельцовская степь» — *Va*, Станично-Луганский филиал — *Vв*), *VI* — Аскания-Нова, *VII* — Черноморский.

Намечаемые заповедники УССР: *1* — Шацкие озера, *2* — Цуманская пуща, *3* — Овручско-Словечанский кряж, *4* — Старо-Гутянские леса, *5* — Банный Яр, *6* — Кременецкие горы, *7* — Толтровый кряж, *8* — Днестровская стенка, *9* — Савранский лес, *10* — Черный лес, *11* — Мотронинский лес, с урочищем «Холодный Яр», *12* — Сиверско-Донецкий, *13* — Горы Артема, *14* — Провальская степь, *15* — Кучурганский, *16* — Днестровский, *17* — Кинбурнский, *18* — Ягорлицкий, *19* — Каркинитский залив, *20* — Молочный лиман, *21* — Обиточная коса, *22* — Дунайские плавни, *23* — Стужица, *24* — Буковинский, *25* — Озеро Донузлав — *25a* и Тарханкутский мыс — *25б*, *26* — Карстовый, *27* — Ялтинский, *28* — Мыс Мартьян, *29* — Карадаг.

Здесь произрастают эндемичные виды разного возраста: береза Клокова *Betula klokovii* Zaverucha, молочай волынский *Euphorbia volhynica* Bess., шалфей кременецкий *Salvia cremenescensis* Bess., минуарция увеличенная *Minuartia aucta* Klok., незабудка Людмилы *Myosotis ludomilae* Zaverucha, гвоздика ложнопоздняя *Dianthus pseudoserotinus* Blocki, дубровник предгорный *Teucrium praemontanum* Klok., юринея толстосемянная *Jurinea pachysperma* Klok. и др. (Заверуха, 1964; Порицький, 1968).

7. Участок Толтрового кряжа Подолии юго-всоточнее города Скалат в пределах Гусятинского района Тернопольской обл. (б.-г. р-н «Западная лесостепь») характерен барьерными рифовыми грядами верхнеплиоценового возраста, живописными ущельями и скальными образованиями. Представлена своеобразная известняковая флора с рядом эндемичных видов: ракитником подольским *Cytisus podolicus* Blocki, шиверекией подольской *Schiwereckia podolica* Andrz., мятликом разноцветным *Poa versicolor* Bess., тимьяном подольским *Thymus podolicus* Klok. et Shost., т. опушен-

ным *Th. amictus* Klok. и др. Кроме того, здесь встречается ряд реликтовых видов, в частности бук лесной *Fagus sylvatica* L., находящийся на восточной границе ареала, змееголовник австрийский *Dracocephalum austriacum* L. и др. К редким видам относятся многорядник лопастной *Polystichum lobatum* Presl, аконит кустистый *Aconitum eulophum* Reichenb. и др. Особенно хорошо представлена флора на толтре «Острая скалка» в окр. с. Викно Гусятинского района (Мороз, 1970).

8. Урочище «Днестровская стенка», находящееся в Каменец-Подольском районе Хмельницкой обл. (б.-г. р-н «Западная лесостепь»), с живописными обрывами на правом берегу Днестра, с хвойником двуколосковым *Ephedra distachyum* L. и рядом эндемичных видов.

9. Савранские леса находятся на плакоре в Савранском районе Одесской обл. (б.-г. р-н «Правобережная злаково-луговая степь») на крайнем юге ареала лесостепных дубрав. Часть массива образуют леса из дуба скального. В составе флоры сочетаются представители Понтийской, Средиземноморской и Среднеевропейской ботанических провинций. Много редких видов растений, в том числе эндемов и реликтов (Потапенко, 1937; Осичнюк, 1960; Гринь, 1971). Место гнездования многих видов птиц.

10. Урочище «Черный лес», находящееся на Днепро-Бугском водоразделе в верховье рек Ингула и Ингульца в Знаменском районе Кировоградской обл. (б.-г. р-н «Правобережная лесостепь»), широко известно в отечественной ботанической и почвоведческой литературе как последний водораздельный лесной массив на границе со степной зоной (южнее леса встречаются лишь в балках) (Морозов, 1931; Дворaковский, 1948; Гринь, 1971).

Преобладают хорошо сохранившиеся дубравы (дубовые, липово-дубовые, грабово-дубовые леса). Граб здесь находится у юго-восточной границы своего ареала. Встречаются очень редкие реликтовые виды: бересклет карликовый *Euonymus nana* Bieb., вязель широколистный *Coronilla latifolia* Javorka и др. Здесь находится также самое южное водораздельное сфагновое болото с рядом представителей северной флоры.

Согласно данным Ю. Р. Шеляг-Сосонко, рядом с Черным лесом, в Дмитровском лесничестве Чернолесского лесхоззага (кв. 14—17), представлены дубовые леса с подлеском из кизила *Cornus mas* L. Это островное, наиболее северо-восточное местонахождение дубовых лесов субсредиземноморского характера.

В Черном лесу, являющемся выдающимся ландшафтом страны, имеется также ряд ценных археологических памятников (Белоусова и Денисова, 1967).

11. Мотронинский лес, с урочищем «Холодный Яр», расположенный в Чигиринском и Каменском районах Черкасской обл. (б.-г. р-н «Правобережная лесостепь»), отграничен притоком Днепра р. Тясьмин и отличается своеобразным рельефом, наличием многочисленных родников и прудов в обрамлении типичных дубрав. Преобладают дубово-ясенево-грабовые леса. Произрастает 1000-летний дуб и несколько десятков деревьев в возрасте 300—500 лет. Имеет также большое историческое значение (Мотронинский монастырь, земляные оборонительные валы, пещеры и т. п.) (Кабанюк, 1969).

12. Предполагается организовать гидрологический заказник. «Северско-Донецкий горизонт подземных вод» в Новоайдарском, Славяносербском и Станично-Луганском районах Ворошиловградской обл. для создания надлежащего санитарно-водозащитного режима почвенных питьевых вод Донецкого бассейна.

13. Горы Артема в Славянском районе Донецкой обл. (б.-г. р-н «Донецкая лесостепь»), с меловыми борами, представляют большую научную ценность благодаря произрастанию сосны меловой *Pinus cretacea* Kalenicz., скумпии *Cotinus coggygria* Scop. и ряда других эндемичных меловых и реликтовых видов. Выдающийся ландшафт в стране (Протопопова, 1964; Белоусова и Денисова, 1967).

14. Провальская степь, находящаяся на водоразделе Миуса и Дона в Свердловском районе Ворошиловградской обл. (б.-г. р-н «Донецкая лесостепь»), является самым большим участком нераспаханных каменистых разнотравно-злаковых степей с петрофильной растительностью, байрачными лесами и выходами коренных пород. Выдающийся ландшафт страны (Белоусова и Денисова, 1967; Білик та Ткаченко, 1971).

15. Кучурганский лиман в Раздельнянском районе Одесской обл. в связи со строительством Молдавской ГРЭС стал незамерзающим водохранилищем и местом массовой зимовки многих видов водоплавающих птиц, в том числе лебедей и серых гусей.

16. Днестровские плавни, находящиеся в дельте Днестра и в северной части Днестровского лимана, в пределах Белгород-Днестровского и Овидиопольского районов Одесской обл. (б.-г. р-н «Правобережная злаковая степь»), представляют большой интерес в связи с произрастанием ряда водных и болотных растений и растительных группировок, а также как место гнездования водоплавающих и болотных птиц и нерестилище многих видов рыб.

17. Кинбурнская коса, с островами Круглый и Долгий в Ягорлицком заливе, находится в Очаковском районе Николаевской обл. (б.-г. р-н «Левобережная злаковоя степь») и является холмистой песчаной степью, с многочисленными мелководными пресными и солеными озерами, берега которых заросли тростником, осокой и другими водноболотными растениями, создающими благоприятные условия для гнездования, зимовки и отдыха большого количества птиц (кряква, серая утка, лысуха, кулик, вальдшнеп, горлица, чайка, фазан, стрепет, дрофа). Гнездятся лебедь-

кликун и лебедь-шипун. Из общего количества более 100 видов птиц, зарегистрированных в заповеднике, зимуют более 40 видов. Из млекопитающих в заповеднике обитают крымский благородный олень, косуля, заяц и др.

18. Ягорлицкий лиман. Не вошедшая в Черноморский заповедник акватория Ягорлицкого лимана в Очаковском районе Николаевской обл. и Голопристанском районе Херсонской обл. является местом зимовки значительного количества водоплавающей птицы. В 1966 г. лиман включен в Международный список водно-болотных угодий, нуждающихся в особой охране.

19. Каркинитский залив на Черном море, являющийся основным районом концентрации поголовья осетровых рыб и гнездовий многих видов птиц.

20. Молочный лиман, с островами Долгим и Подковой, расположенный в Приазовском и Акимовском районах Запорожской обл. (б.-г. р-н «Полынная степь») в дельте р. Молочной, на левом ее берегу, отличается своеобразной растительностью, развивающейся на песчано-ракушечниковых гривах и на солончаках. Молочный лиман является единственным на Азовском море крупным лиманом закрытого типа, длина его 35 км, ширина в средней части 4 км, в приморской 8 км. Птиц 85 видов, из них 35 гнездятся, в том числе чайки, крячки, утки, кулики и др.; зимуют 14 видов. Рыб 40 видов. Важный нерестово-нагульный водоем для ряда ценных видов азовских рыб.

21. Обиточная коса, расположенная в Приморском районе Запорожской обл. (б.-г. р-н «Левобережная злаковая степь»), является песчаным полуостровом, врезающимся в Азовское море на 40 км. В западной части имеет много заливов и лиманов, обрамленных тростником, а в восточной преобладает развитый дюнный ландшафт. На приморских ракушечно-галечных песках произрастает редкий и ценный в кормовом отношении вид люцерны *Medicago kotovii* Wissjul. На многочисленных островах гнездятся птицы. Имеет большое значение для сохранения охотничье-промысловой орнитофауны.

22. Дунайские плавни.

23. Урочище «Стужица», расположенное в Великоберезнянском районе Закарпатской обл. (б.-г. р-н «Карпатские леса»), находится на горе Кременец, верхняя граница букового леса на высоте 1268 м над ур. м. На половине Равка развиты заросли кустарникового бука, высота их 1.5—2 м. Уникальные девственные буково-пихтовые и буково-кленово (*Acer pseudoplatanus* L.)-пихтовые леса. Выдающийся ландшафт страны (Белоусова и Денисова, 1967; Mihalik, 1971).

24. Буковинские горные леса в Путильском и Вижницком районах Черновицкой обл. (б.-г. р-н «Прикарпатские леса») размещены у главного перевала на водоразделах шести рек в верховье р. Сирет в Прут-Сиретском междуречье и имеют большое водоохранное значение.

Преобладают высокопродуктивные еловые, буково-еловые и пихтово-еловые леса. Значительное распространение имеют также пихтовые, буково-пихтовые, буковые и елово-пихтово-буковые леса. В верховье Сирета на границе со Сторожинецким районом встречаются единичные деревья тиса (Поварніцин, 1957; Остапенко, 1961; Горохова, Солодкова, 1965, 1970).

Очень интересна во флористическом отношении гора Большой Камень (1460 м над ур. м) на известняковом хребте Черный дил в междуречье Сараты и Перкалаба в Путильском районе, где произрастают редкие виды: трищетинник длинноволосистый *Trisetum macrotrichum* Hack., элизанте Завадского *Elisanthe zawadskii* (Herb.) Klok., желтушник Виттмана *Erysimum wittmanii* Zaw., душевка альпийская *Acinos alpinus* Moench, соссюрея разноцветная *Saussurea discolor* (Willd.) DC., чертополох сизый *Carduus glaucus* Baumg., бодяк шершаволистный *Cirsium erisithales* Scop. и др. (Артемчук и Барыкина, 1963; Артемчук, 1966; Харкевич, 1968).

25а. Озеро Донузлав и 25 б. Тарханкутский мыс расположены в Черноморском районе Крымской обл. (б.-г. р-ны соответственно «Крымская злаковая степь» и «Тарханкутская степь»). Оз. Донузлав является самым глубоким и одним из самых крупных соленых озер Крыма, отделенных от моря пересыпью, площадь акватории 5000 га, растительность меняется в зависимости от степени опреснения воды за счет глубинных родников, состав флоры высших растений превышает 100 видов. На озере гнездится большое количество водоплавающих и болотных птиц.

На Тарханкутском мысе находится самая высокая в степной части Крыма точка — 179 м над ур. м. На водоразделе развита своеобразная степь с доминирующими ковылем Лессинга *Stipa lessingiana* Trin. et Rupr. и асфоделиной крымской *Asphodeline taurica* (Pall.) Kunth. Джангульское оползневое побережье является современным геоморфологическим образованием с зарослями реликтовых видов: жасмина кустарникового *Jasminum fruticans* L. и плюща крымского *Hedera taurica* Carr. (Вшивков и Подгородецкий, 1960; Кузнецова, Протопопова, 1968).

26. Горный крымский карст, расположенный на яйлах Демерджи и Караби в Белогорском и Алуштинском районах Крымской обл. (б.-г. р-н «Горы Крыма»), отличается своеобразным рельефом, имеет богатую флору и имеет большое водоохранное значение. Известностью пользуется Красная пещера и ряд других карстовых образований.

27. Ялтинские горные леса, венчающие Ялтинский амфитеатр в Крымской обл. (б.-г. р-н «Горы Крыма»), отличается наличием реликтовых растительных группировок, эндемичных видов и имеет большое водоохранное, почвозащитное, бальнеологическое и эстетическое значение.

28. Мыс Мартьян, находящийся на южном берегу Крыма, рядом с Государственным Никитским ботаническим садом (б.-г. р-н «Южный Крым»), отличается

хорошо сохранившейся средиземноморской растительностью, представленной формацией древовидного можжевельника высокого *Juniperus excelsa* Bieb., с участием фисташки туполистной *Pistacia mutica* Fisch. et Mey., земляничного дерева *Arbutus andrachne* L., ладанника крымского *Cistus tauricus* Presl и др., с богатым травянистым покровом. Берег, состоящий из верхнеюрских известняков, поднимается над уровнем моря на 50—70 м. Площадь мыса составляет 120 га.

29. Горный массив Карадаг, расположенный на границе степи и лесостепи в Феодосийском районе Крымской обл., в юго-восточной части полуострова (б.-г. р-н «Предгорья Крыма»), охватывает хребты Карагач, Хобатепе, Магнитный, Кок-тая и участок побережья, является очень редким для Европы юрским вулканическим массивом, состоящим из лавы, брекчии и туфов. Это своеобразный природный минералогический музей, в котором представлено свыше 100 минералов, в частности яшма, халцедонит, агат и др. Выдающийся ландшафт страны (Белоусова и Денисова, 1967).

На очень ограниченной территории здесь представлены лесная, степная и литоральная растительность. Произрастает более 1000 видов споровых и цветковых растений, в том числе такие эндемичные и редкие виды, как житняк карадагский *Agropyrum karadaghense* Kotov, шлемник разноцветный *Scutellaria heterochroma* Juz., жабрица многолучевая *Seseli pauciradiatum* Schischk., эремурус Юнге *Eremurus jungaei* Juz., смолевка Сырейщикова *Silene syreistschikowii* P. Smirn., тюльпан коктебельский *Tulipa koktebelica* Junge, катран коктебельский *Crambe koktebelica* (Junge) N. Busch, пион камнелюбивый *Paeonia lithophila* Kotov, многочисленные орхидные и др. Здесь находится единственное в СССР местонахождение мха *Pterogonium gracile* (Hedw.) Sm. (Котов, 1956; Смирнов и др., 1959).

На Карадаге произрастают очень интересные эндемичные виды боярышника, в частности боярышник Поярковой *Crataegus pojarkoviae* Kossych (эндем Карадага) и эндемичные для Крыма б. карадагский *C. karadaghensis* A. Pojark. и б. клинолистный *C. sphaenophylla* A. Pojark. (Коссых, 1967).

Совет Министров УССР предложил Госкомитету по охране природы разработать и представить предложения о расширении Черноморского заповедника за счет Дунайских плавней в пределах Килийского района Одесской обл., являющихся важным местом нереста ценных видов рыб, гнездовья и зимовки многочисленных видов водоплавающих птиц и единственным местонахождением белобрюхого тюленя. Богат и разнообразен также и растительный мир дельты (Клоков, 1970; Поліщук, 1970).

Госкомитету по охране природы совместно с АН УССР и заинтересованными министерствами и ведомствами предложено разработать и представить на утверждение положения о категориях заповедных объектов и охранных зонах. Предложено также разработать предложения об установлении охранных зон существующих заповедников и перспективные планы комплексных научно-исследовательских работ в заповедниках, обеспечить издание научных трудов заповедников и действенную пропаганду заповедного дела.

Организация намеченных заповедников даст возможность охватить дополнительно 13 ботаникогеографических районов Украинской ССР, что составит, с учетом существующих заповедников, 19 районов. Пока без заповедников остаются районы Закарпатских лесов, Правобережного Полесья, Волынской Лесостепи, Крымской злаково-луговой степи, Крымской лесостепи и Керченской степи.

В результате выполнения принятого постановления по улучшению сети заповедников в УССР общая площадь заповедников и заказников примерно составит 689 тыс. га, или 1.1% от общей площади республики.

Осуществление намеченных мероприятий по усилению заповедного дела в Украинской ССР коренным образом улучшит сохранение эталонов природных комплексов, генофонда растений, даст возможность развернуть биогеоценологические, комплексные экологические исследования и работы по программе «Человек и биосфера», направленные на более полное познание закономерностей развития живой природы, ее использования, охраны и обогащения.

ЛИТЕРАТУРА

Андріенко Т. Л., А. І. Кузьмичов, О. І. Прядко. (1971). Болота в районі Шацьких озер. Укр. бот. ж., 28, 6. — Артемчук И. В. (1966). «Тайны» Большого Камня. В сб.: Карпатские заповедники. — Артемчук И. В., Т. В. Барыкина. (1963). Особенности флоры гор Большого и Малого Камней в Буковинских Карпатах. Матер. XIX научной сессии Черновицк. гос. унив., тезисы секции биол. наук, Черновцы. — Белоусова Л. С. и Л. В. Денисова. (1967). Ботанические заказники, примечательные природные ландшафты СССР и их охрана. — Білик Г. І. та В. С. Ткаченко. (1971). Рослинний покрив Провальського степу УРСР. Укр. бот. ж., 28, 4. — Вшивков Ф. Н. и П. Д. Подгородецкий. (1960). Джангульское оползневое побережье в Крыму и его природа. В сб.: Охрана и развитие природных богатств Крыма. — Горохова З. Н., Т. І. Солодкова. (1965). Лісова рослинність Буковинських Скибових Карпат і її раціональне використання. Укр. бот. ж., 22, 3. — Горохова З. Н., Т. І. Солодкова. (1970). Ліси Радянсько Буковини. — Горохова З. Н., Т. И. Солодкова и З. С. Заец. (1964). Геоботаническая характеристика лесов Прут-Серетского междуречья. Тез. докл. XX научной сессии Черновицк. гос. унив., секц. биол. наук. — Гринь Ф. О. (1971).

Дубові та широколистяно-дубові ліси. В кн.: Рослинність УРСР. Ліси. — Двораковский М. С. (1948). Грабовые леса вблизи восточных границ распространения граба *Carpinus betulus* L. Вест. Московск. унив., 5. — Заверуха Б. В. (1964). Реліктові і ендемічні рослини Кременецьких гір і необхідність їх охорони. Охороняйте рідну природу. Третій збірник статей з питань охорони і раціонального використання природных ресурсів Укр. РСР. — Кабанюк М. (1969). Холодний яр. В сб.: Природа і людина. — Клоков В. М. (1970). Рослинний світ Кілійської дельти Дунаю та основні завдання по його охороні. Охорона природи та раціональне використання природних ресурсів УРСР. Матер. конф. молодих учених, присвяченої 100-річчю від дня народження В. І. Леніна. — Коссых В. М. (1967). Дикорастущие плодовые породы Крыма. — Котов М. І. (1956). Рослинність Карадагу та його околиць. Укр. бот. ж., 13, 4. — Котов М. І., С. С. Харкевич. (1956). Охорона природи в Українській РСР та завдання ботаніків, Укр. бот. ж., 13, 2. — Кузнецова Г. О., В. В. Протопопова. (1968). Цікавий куток природи Західного Криму. Досягнення ботанічної науки на Україні 1965—1966 рр. — Лавренко Е. М., В. Г. Гептнер, С. В. Кириков и А. Н. Формозов. (1968). Перспективный план географической сети заповедников СССР (проект.) Охрана природы и заповедное дело в СССР. Бюлл. № 3. — Липа О. Л. та А. П. Федоренко. (1969). Заповідники та пам’’ятники природи України, реєстр-довідник. — Мороз І. І. (1970). Рідкісні рослини Товтрового кряжа Поділля та їх охорона. Охорона природи та раціональне використання природних ресурсів УРСР. Матер. конф. молодих учених, присвяченої 100-річчю від народження В. І. Леніна. — Морозов Г. Ф. (1930). Учение о типах насаждений. — Мринський О. П. (1970). Релікти Сумщини. Охорона природи та раціональне використання природних ресурсів в УРСР, Матер. конф. молодих учених, присвяченої 100-річчю від дня народження В. І. Леніна. — Осичнюк В. В. (1960). Лісова рослинність Середнього Побужжя. Вісник Київ. унів. 2, сер. біол., вип. 2, ботаніка. — Остапенко Б. Ф. (1961). Классификация типов леса Северной Буковины. Тр. Харьковск. с.-х. инст. им. В. В. Докучаева, XXX (LXVII). — Поварніцин В. О. (1957). Ліси Північної Буковини та їх поновлення. В сб.: Сільскогосподарська наука до 40-річчя Великого Жовтня. — Поліщук В. В. (1970). Тваринний світ дельти Дунаю і основні завдання по його охороні. Охорона природа та раціональне використання природних ресурсів. Матер. конф. молодих учених, присвяченої 100-річчю від дня народження В. І. Леніна. — Порицький Г. О. (1968). Береза темна *Betula obscura* Kot. на Україні. Досягнення ботанічної науки на Україні 1965—1966 рр. — Потапенко Г. І. (1937). Нарис рослинності Савранського лісу. Тр. Одеськ. у-ту. Біол., 2. — Протопопова В. В. (1964). Крейдяний бір на горах Артема і необхідність його охорони Охороняйте рідну природу. Третій збірник статей з питань охорони і раціонального використання природних ресурсів в Укр. РСР. — Смик Г. К. (1969). Перлина Полісся. В сб.: Природа і людина. — Смирнов А. Н., М. И. Котов, П. И. Пузанов, А. М. Дьяконов и Д. Л. Грищенко. (1959). Карадаг. Научно-популярные очерки. — Смык Г. К. (1964). Овручско-Словечанский кряж. Природа, 12. — Харкевич С. С. (1958). Сучасний стан і найближчі завдання заповідників природи на Україні. Матеріали про охорону природи на Україні, 1. — Харкевич С. С. (1968). Ботанічна екскурсія в Чивчинські гори. Досягнення ботанічної науки на Україні 1965—1966 рр. — Харкевич С. С., А. К. Ющенко. (1970). Новые украинские заповедники. Бот. ж., 55, 1. — Ющенко О. К. (1971). Заповідники та заповідна справа. — Mihalik Štefan. (1971). Kremenec náš príspevok k medzinárodnej spolupráci. Pamiatky príroda, 3—4.

С. С. Харкевич и *А. К. Ющенко.*

Центральный республиканский
ботанический сад
Академии наук Украинской ССР
и
Государственный комитет
Совета Министров УССР
по охране природы,
Киев.

(Получено 22 V 1972).

ВО ВСЕСОЮЗНОМ БОТАНИЧЕСКОМ ОБЩЕСТВЕ

УДК 351.752.2 : 92 : 58

ЗАСЕДАНИЕ ПАМЯТИ СЕРГЕЯ ЯКОВЛЕВИЧА СОКОЛОВА

V. S. PORFIRIEV AND K. V. NIKOLAEVA. THE MEETING IN MEMORIAM SERGEY YAKOVLEVICH SOKOLOV

15 ноября 1971 г. в Казанском отделении Всесоюзного ботанического общества состоялось заседание, посвященное памяти скончавшегося в марте этого года крупного ученого, заслуженного деятеля науки РСФСР, доктора биологических наук профессора Сергея Яковлевича Соколова.

На заседании присутствовали научные работники, аспиранты и студенты университета, научные сотрудники Татарской лесной опытной станции и других вузов и научно-исследовательских учреждений г. Казани. Зал был украшен портретом С. Я. Соколова, была организована выставка его научных трудов.

С докладом о жизнедеятельности С. Я. Соколова и его трудах в области фитоценологии, лесоведения и охраны природы выступил В. С. Порфирьев; Н. В. Напалков рассказал о работах С. Я. Соколова по интродукции растений и зеленому строительству.

В. С. Порфирьев отметил, что работы С. Я. Соколова ценны комплексным подходом к изучению лесного растительного покрова, он удачно сочетал в своих исследованиях идейные принципы казанской и ленинградской геоботанических школ (он начал свою научную деятельность, учась сначала у А. Я. Гордягина, продолжил у В. Н. Сукачева, став в дальнейшем его ближайшим последователем и сотрудником). Докладчик особо подчеркнул заслуги С. Я. Соколова в разработке классификационных идей в фитоценологии, одновременно показав биогеноценологическое содержание его трактовки понятий микроландшафта и элементарного ландшафта. Он охарактеризовал также С. Я. Соколова как неустанного и многостороннего деятеля в области охраны природы родной страны.

В. Н. Напалков остановился на дендрологических работах С. Я. Соколова, занявших ведущее положение в этой области, на его многолетней руководящей работе в отделе Ботанический сад Ботанического института АН СССР, где он создал и возглавил новое направление — интродукции растений и зеленого строительства. Это направление дало исключительно плодотворные результаты в развитии как научной работы сада (создание монументального многотомного труда «Деревья и кустарники СССР» и др.), так и его консультативной деятельности по координации работ ботанических садов всей страны и руководству ими.

Оба докладчика осветили черты высокого морального облика С. Я. Соколова как человека, неустанного руководителя, консультанта и воспитателя целого поколения молодых ученых нашей страны.

В заключение М. В. Марков поделился воспоминаниями о С. Я. Соколове в бытность его студентом Казанского университета перед его переходом в Ленинградский лесной институт.

В. С. Порфирьев и *К. В. Николаева.*

Казанское отделение
Всесоюзного ботанического
общества.

(Получено 24 IV 1972).

К ст. В. В. Культиной и Е. А. Спиридоновой стр. 1249

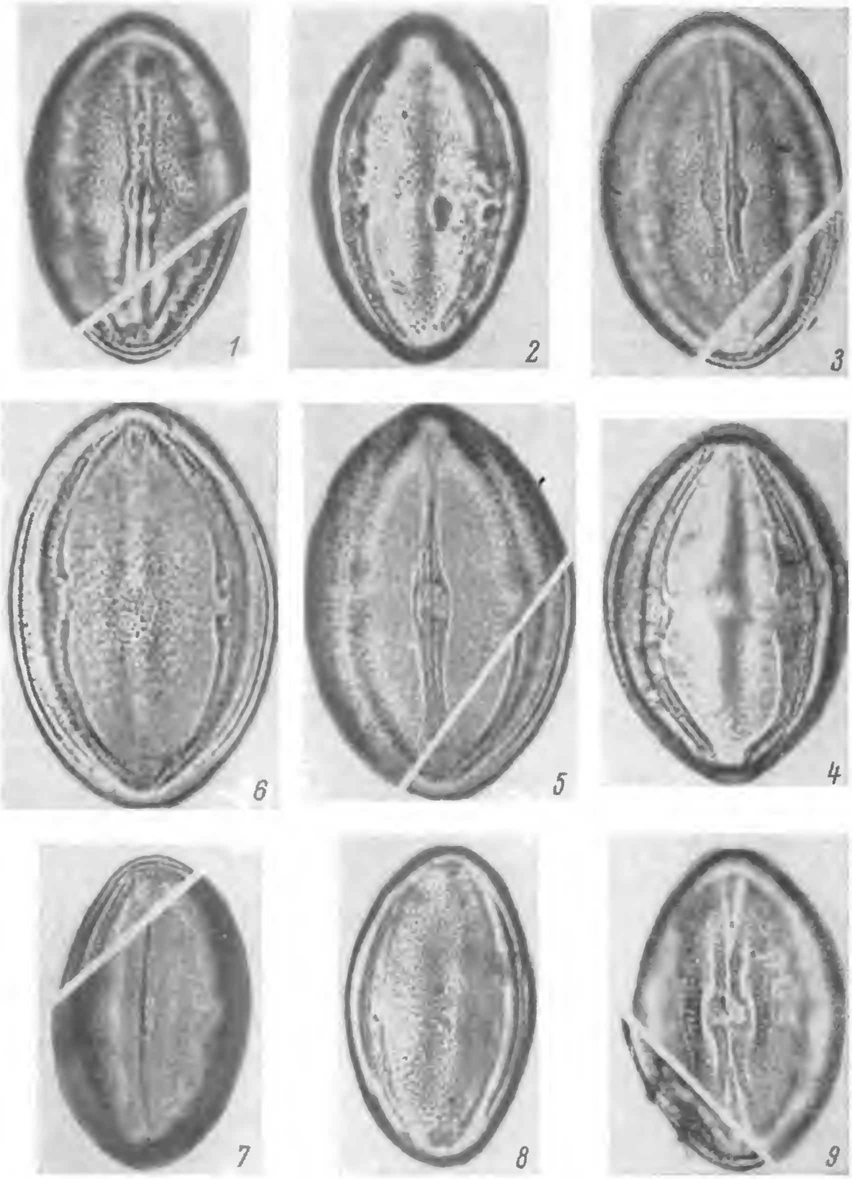


Таблица I

Пыльцевые зерна *Helianthemum*. (Увел. 1000).

1—4 — ***Helianthemum alpestre***, fossil., скв. 11 у г. Великие Луки; *5—6* — ***H. alpestre***, recent.; *7—9* — ***H. alpestre***, fossil., скв. 11 у г. Великие Луки.

К стр. 1250

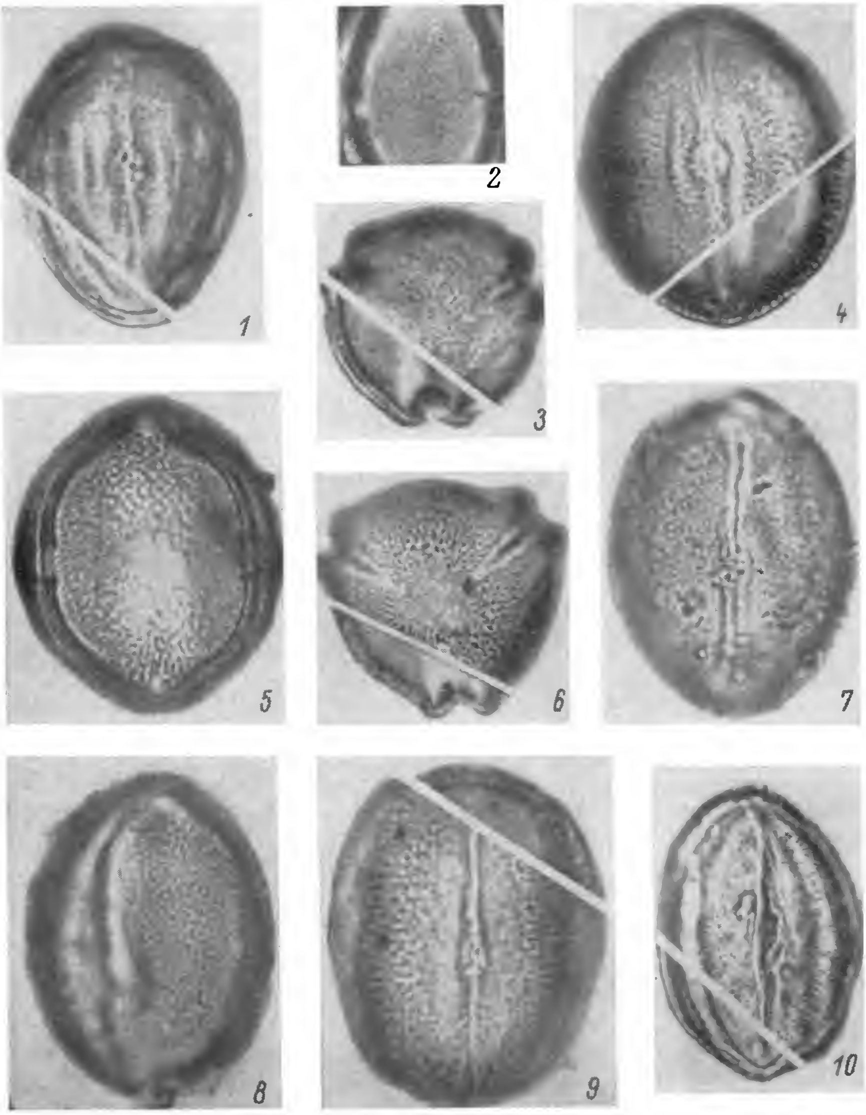


Таблица II

Пыльцевые зерна *Helianthemum*. (Увел. 1000).

1—3 — *Helianthemum hirsutum*, fossil., скв. 2 у пос. Усвяты, *4—6* — *H. hirsutum*, recent.; *7—8* — *H. nummularium*, fossil., скв. 2 у пос. Усвяты; *9* — *H. nummularium*, recent.; *10* — *H. nummularium*, fossil., обн. на р. Ловати у дер. Леоново.

К ст. К. В. Белкиной стр. 1287

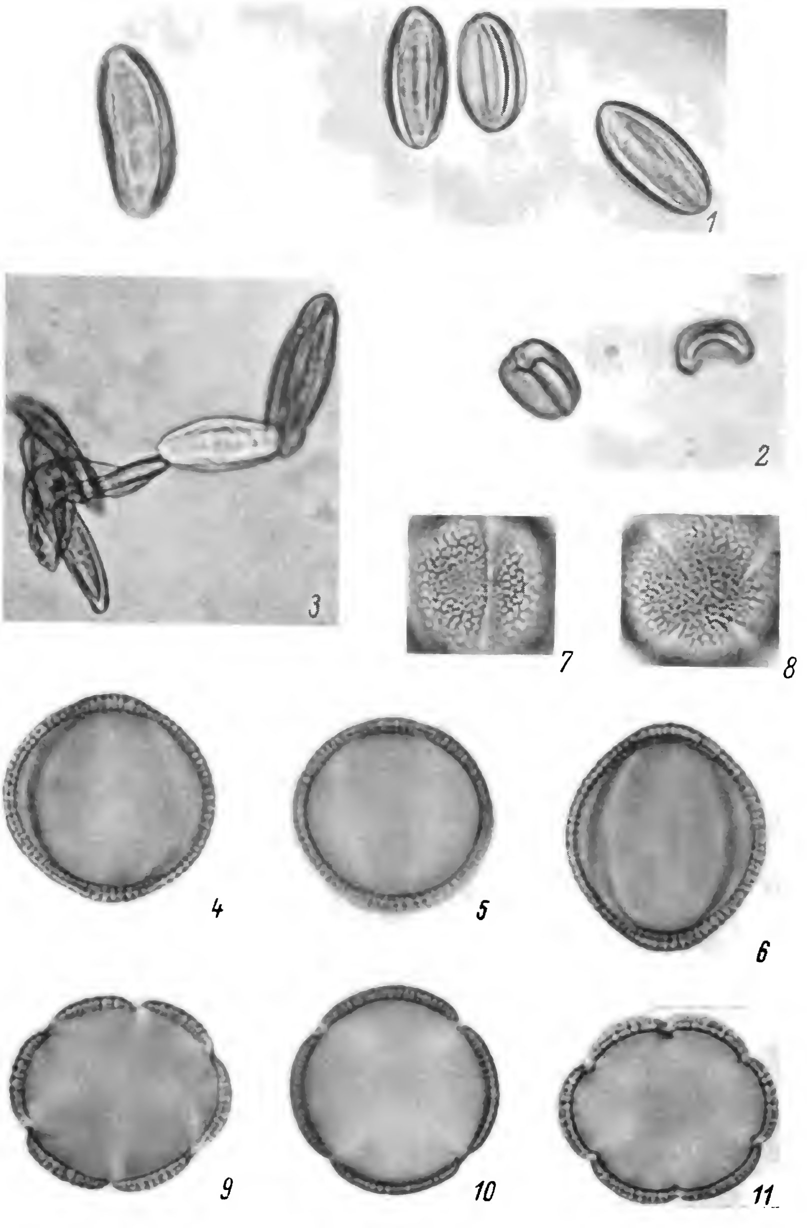


Таблица I

1 — *Ephedra glauca* Regel em Pachom.; *2*, *3* — *E. intermedia* Schrenk; ***4—11*** — *Thymus asiaticus* Serg.

К стр. 1290

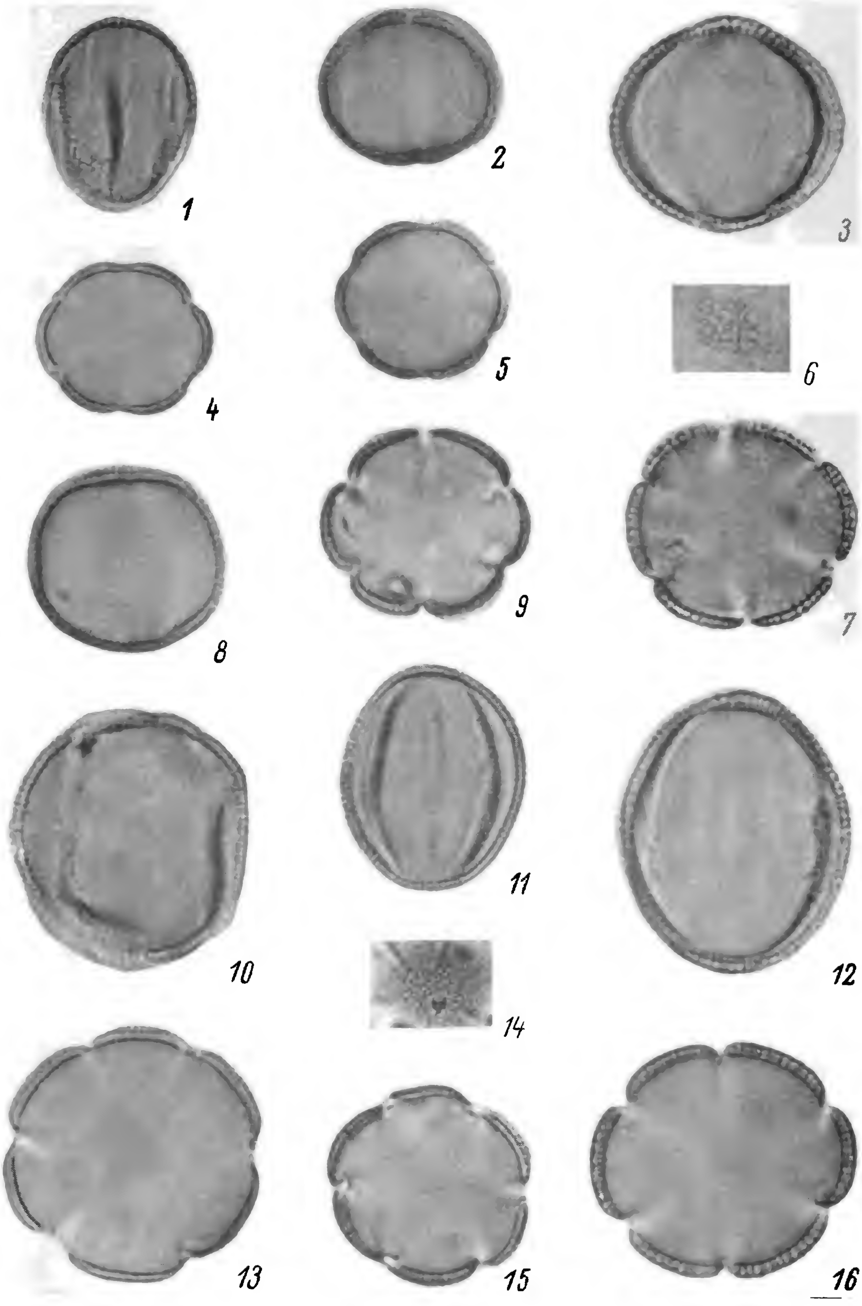


Таблица II

1, 2, 4—6 — *Schizonepeta annua* (Pall.) Schischk.; *8—11, 13—15* — *S. multifida* (L.) Briq.; *3, 7, 12, 16* — *Mentha austriaca* Jacq.

К стр. 1290

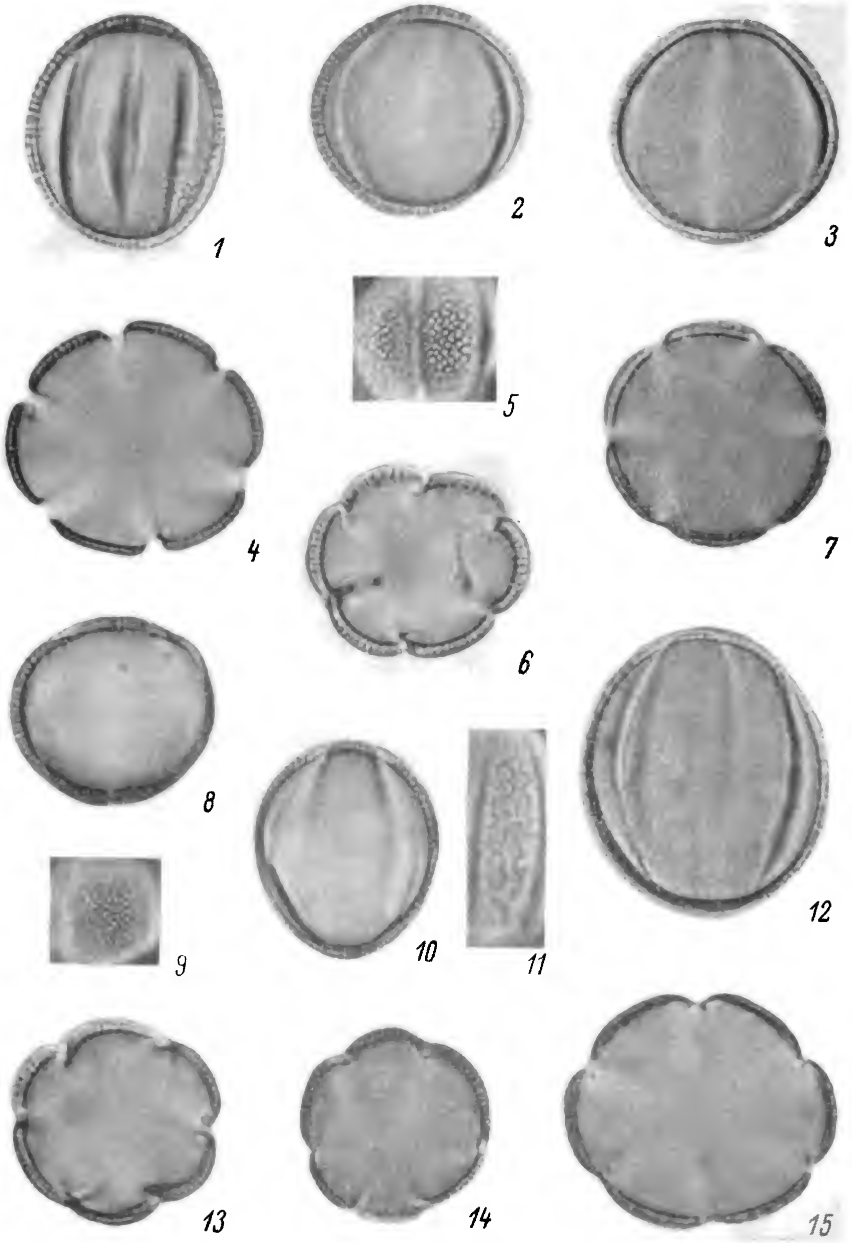


Таблица III

1, 2, 4—6 — *Origanum vulgare* L.; *8—10, 13, 14* — *Lycopus maackianus* (Max.) Kom.; *3, 7, 11, 12, 15* — *Dracocephalum nutans* L.

К стр. 1290

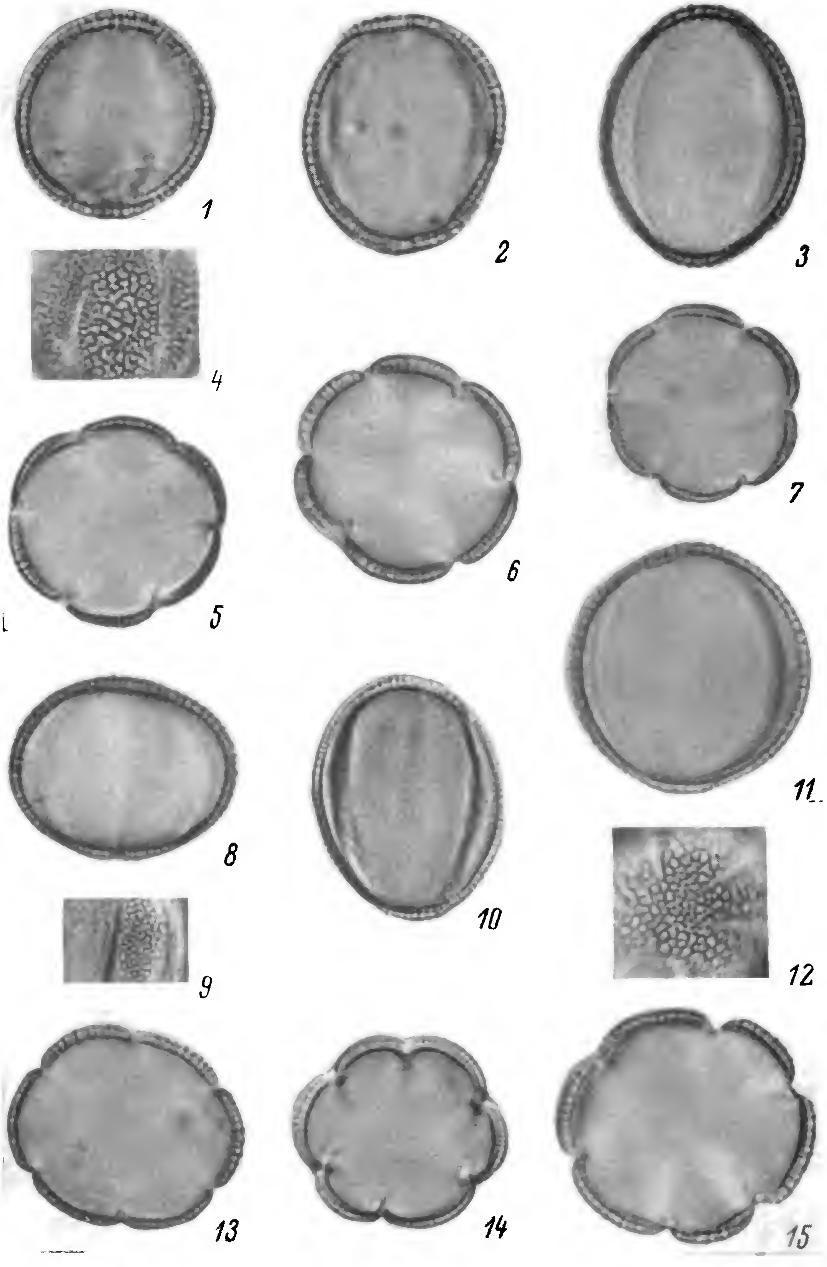


Таблица IV

1, 2, 4, 5, 7 — *Thymus glacialis* Klok.; *8—10, 13, 14* — *T. extremus* Klok.; *3, 6, 11, 12, 15* — *T. serpyllum* L.

К ст. Т. К. Кутафьевой стр. 1310

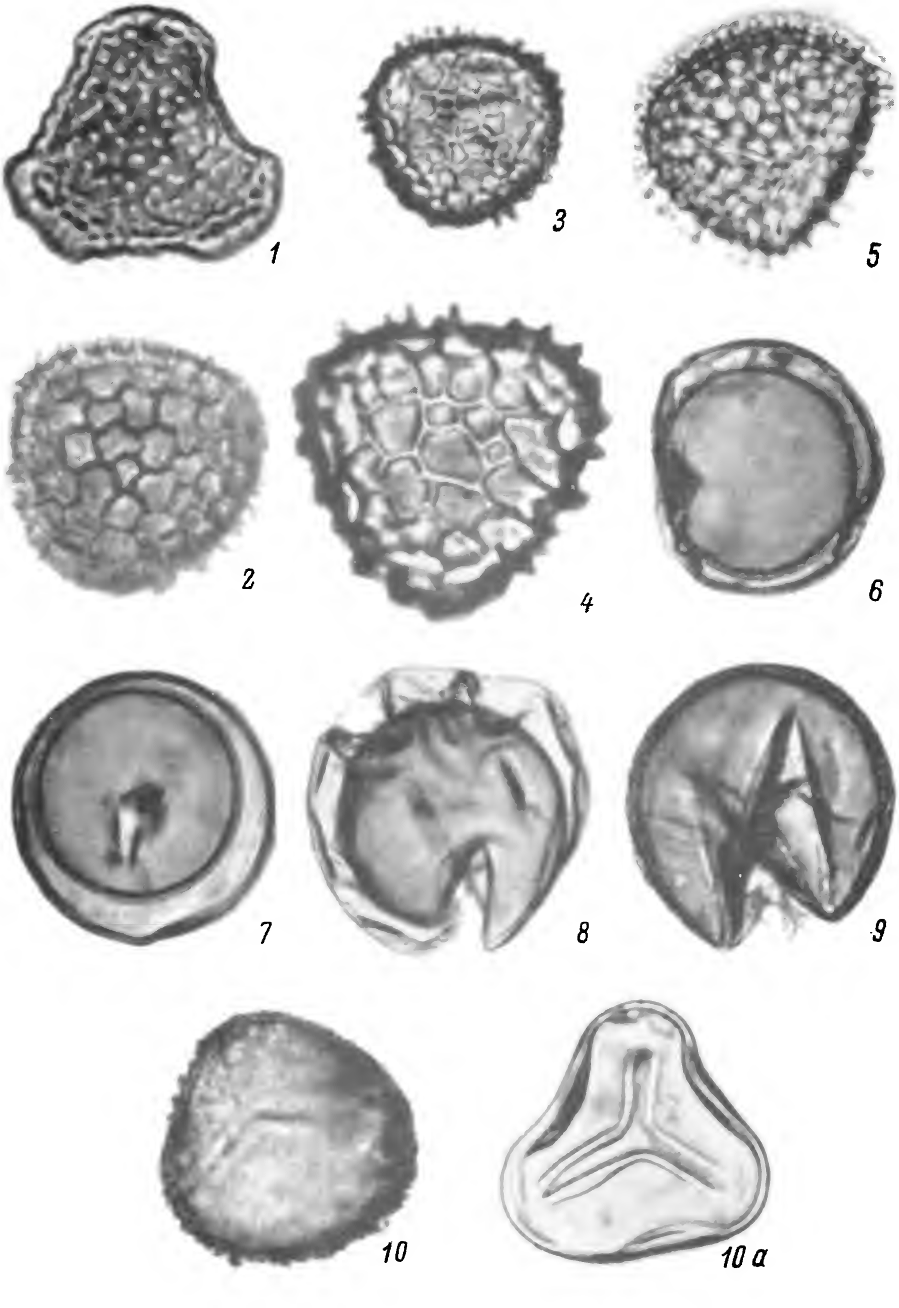


Таблица I

Микрофотографии спор некоторых видов *Lycopodiaceae*, *Equisetaceae* и *Pteridiaceae*. (Увел. 1000).

1 — *Lycopodium selago* L.; *2* — *L. alpinum* L.; *3* — *L. complanatum* L.; *4* — *L. annotinum* L.; *5* — *L. clavatum* L.; *6* — *Equisetum hiemale* L.; *7* — *E. palustre* L.; *8* — *E. arvense* L.; *9* — *E. silvaticum* L.; *10—10a* — *Pterydium aquilinum* (L.) Kuhn.

К стр. 1312

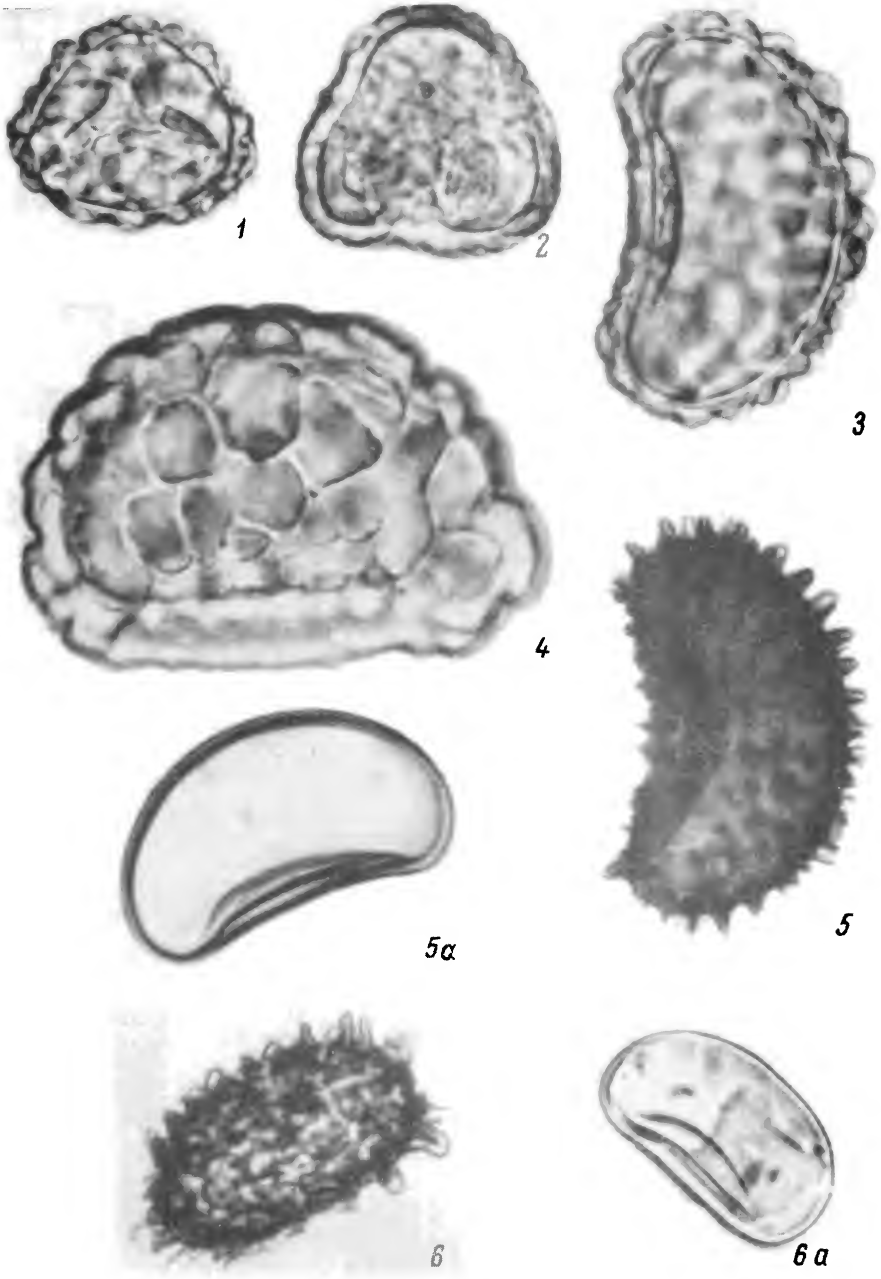


Таблица II

Микрофотографии спор растений сем. *Polypodiaceae* и *Ophioglossaceae*. (Увел. 1000).

1 — *Botrychium virginianum* Sw.; *2* — *Botrychium lunaria* (L.) Sw.; *3* — *Polypodium virginianum* L.; *4* — *Polypodium vulgare* L.; *5—5a* — *Cystopteris fragilis* (L.) Bernh.; *6—6a* — *Cystopteris sudetica* A. Br. et Milde.

К стр. 1313

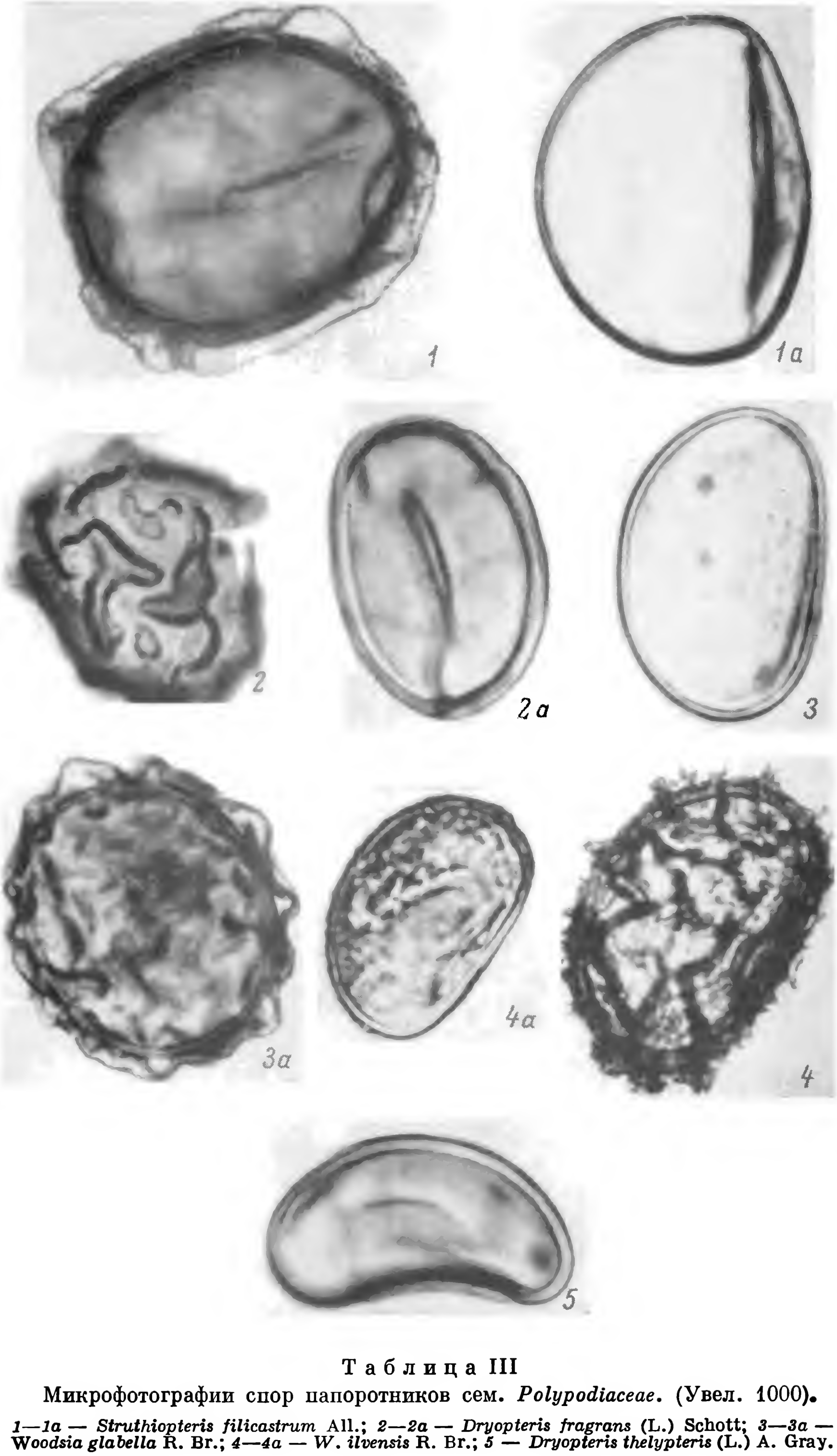


Таблица III

Микрофотографии спор папоротников сем. *Polypodiaceae*. (Увел. 1000).

1—1a — *Struthiopteris filicastrum* All.; *2—2a* — *Dryopteris fragrans* (L.) Schott; *3—3a* — *Woodsia glabella* R. Br.; *4—4a* — *W. ilvensis* R. Br.; *5* — *Dryopteris thelypteris* (L.) A. Gray.

К стр. 1314

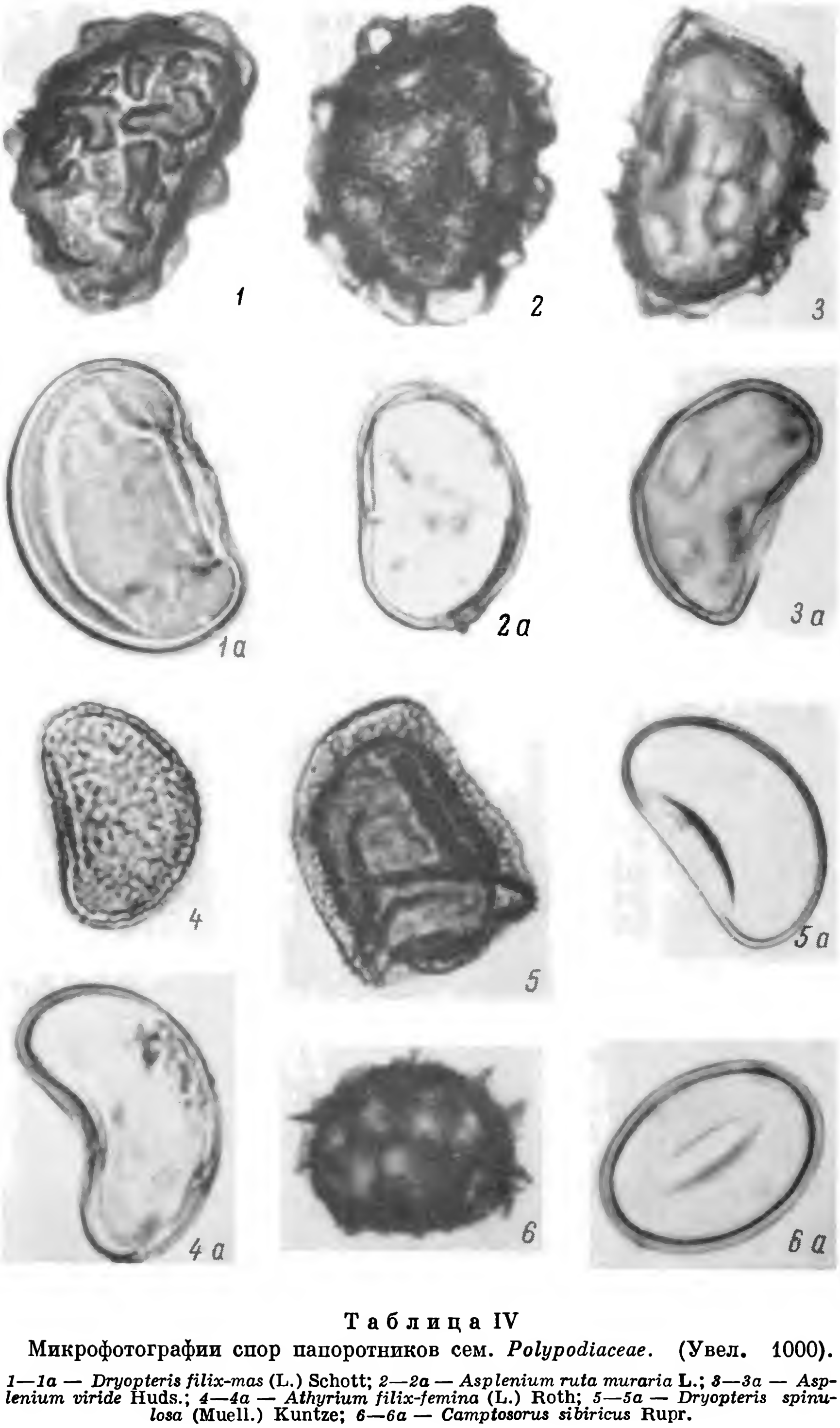


Таблица IV

Микрофотографии спор папоротников сем. *Polypodiaceae*. (Увел. 1000).

1—1a — *Dryopteris filix-mas* (L.) Schott; *2—2a* — *Asplenium ruta muraria* L.; *3—3a* — *Asplenium viride* Huds.; *4—4a* — *Athyrium filix-femina* (L.) Roth; *5—5a* — *Dryopteris spinulosa* (Muell.) Kuntze; *6—6a* — *Camptosorus sibiricus* Rupr.

Vol. LVII *№ 10*

October, 1972

BOTANICAL JOURNAL

PUBLISHED BY THE BOTANICAL SOCIETY
OF THE U. S. S. R.

CONTENTS

Page

Yu. R. Shelyag-Sosonko. Acidophilic oak groves of the Ukraine. (1 textfigure). 1201

V. V. Kryuchkov. World's most Northern forest tracts on the river Lukunskaya, in the basin of river Khatanga. (4 textfigures) 1213

V. V. Ponomarenko. Taxonomic position of *Malus manshurica* (Maxim.) Kom. (5 textfigures) 1221

K. L. Vinogradova. On the taxonomic position and phylogeny of the order *Siphonocladales* (*Chlorophyta*). (2 textfigures) 1232

V. V. Kultina and E. A. Spiridonova. Fossil records of pollen of the genus *Helianthemum* Mill. in interstadial deposits of Valdaj glacier in the northwest of the Russian Plain. (3 textfigures and 2 plates) 1240

I. S. Gorban. Age changes in resistance of plant cells to different injurious agents. (7 textfigures) 1253

METHODS OF BOTANICAL RESEARCH 1265

V. N. Andreev, T. F. Galaktionova, V. I. Zakharova and A. I. Neustroeva. Methods for determining seasonal changes of the overground phytomass stock of herbaceous plants. (1265).

REPORTS 1271

A. L. Takhtajan and A. P. Melikian. Comparative anatomical study of seed coat anatomy of *Leontice*, *Gymnospermium*, *Caulophyllum* and allied genera in relation to their systematics. (2 textfigures and 2 plates). (1271). **V. B. Volkovich.** Sex distribution and growth peculiarities in diclinous individuals of *Antennaria dioica* L. (4 textfigures). (1278). **K. V. Belkina.** On the dimorphism of pollen in plants of the family *Labiatae* from Yakutia. (4 plates). (1286). **Yu. S. Smirnov, R. R. Akhmetov and M. Ya. Shkolnik.** On some physiological causes of serpentinomorphoses. (4 textfigures). (1290). **A. M. Askerov and A. E. Bobrov.** To the taxonomy of some genera of ferns from Talysh. (1296). **B. Sherbayev.** Analysis of flora of the Kuskanatau elevation in the Amudarya river delta. (1301). **Yu. V. Sinadsky.** Mosses and lichens of the forest tract of the «Valday» house of rest. (1307). **T. K. Kutafyeva.** The spore morphology of *Lycopodium*, *Equisetum* and *Filicinae* of Middle Siberia. (1 textfigure and 4 plates). (1309). **A. A. Korobkov.** On the cytotaxonomical characteristics of some species of the genus *Artemisia* L. in the North-East of the U. S. S. R. (6 textfigures). (1316). **N. I. Antipov.** On the water regime of flowers. (1327). **B. I. Laktionov.** *Monochoria korsakowii* Regel et Maack — species new for the flora of the Ukraine. (1332). **E. T. Kongar.** To the knowledge of North-American species of section *Aconogonon* Meisn., genus *Polygonum* L. (1333).

REVIEWS 1340

V. I. Burchak-Abramovich. *N. I. Chopik.* Rare plants of the Ukraine. 1970. (1340). **B. M. Mirkin.** (Review). Theoretical problems of phytoindication, 1971. (1342).

CRONICLE 1345

S. S. Kharkevich and A. K. Yushchenko. Perspectives of development of the geographical network of reserves in the Ukrainian S. S. R. (1345).

IN THE All-UNION BOTANICAL SOCIETY 1352

V. S. Porfiriev and K. V. Nikolaeva. The meeting in memoriam Sergey Yakovlevich Sokolov. (1352).

1 р. 50 к.

Индекс
60075

СОДЕРЖАНИЕ

Стр.

Ю. Р. Шеляг-Сосонко. Ацидофильные дубравы Украины. (С 1 рис.) 1201
В. В. Крючков. Самые северные на земном шаре лесные массивы на р. Лукунской в бассейне р. Хатанги. (С 4 рис.) 1213
В. В. Пономаренко. Систематическое положение *Malus manshurica* (Maxim.) Kom. (С 5 рис.) 1221
К. Л. Виноградова. О систематическом положении и филогенезе порядка *Siphonocladales* (*Chlorophyta*). (С 2 рис.) 1232
В. В. Культина и Е. А. Спиридонова. Находки пыльцы рода *Helianthemum* Mill. в межстадиальных отложениях валдайского оледенения на северо-западе Русской равнины. (С 3 рис. и 2 табл. рис.) 1240
И. С. Горбань. Возрастные изменения устойчивости растительных клеток к различным повреждающим агентам. (С 7 рис.) 1253

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ 1265

В. Н. Андреев, Т. Ф. Галактионова, В. И. Захарова и А. И. Неустроева. Методика определения сезонных изменений запаса надземной фитомассы у травянистых растений. (1265).

СООБЩЕНИЯ 1271

А. Л. Тахтаджян и А. П. Меликян. Сравнительноанатомическое изучение семенной оболочки *Leontice*, *Gymnospermium*, *Caulophyllum* и близких родов в связи с их систематикой. (С 2 рис. и 2 табл. рис.). (1271). — **В. Б. Волкович.** Соотношение полов и особенности роста разнополых особей *Antennaria dioica* L. (С 4 рис.). (1278). — **К. В. Белкина.** О диморфизме пыльцы у растений сем. *Labiatae* из Якутии. (С 4 табл. рис.). (1286). — **Ю. С. Смирнов, Р. Р. Ахметов и М. Я. Школьник.** О некоторых физиологических причинах, лежащих в основе серпентиноморфозов. (С 4 рис.). (1290). **А. М. Аскеров и А. Е. Бобров.** К систематике некоторых родов папоротников из Талыша. (1296). — **Б. Шербаев.** Анализ флоры останцовой возвышенности Кусканатау в дельте р. Амударьи. (1301). — **Ю. В. Синадский.** Мхи и лишайники лесного массива дома отдыха «Валдай». (1307). — **Т. К. Кутафьева.** Морфология спор плаунов, хвощей и папоротников Средней Сибири. (С 1 рис. и 4 табл. рис.). (1309). — **А. А. Коробков.** К цитотаксономической характеристике некоторых видов рода *Artemisia* L. Северо-Востока СССР. (С 6 рис.). (1316). — **Н. И. Антипов.** О водном режиме цветков. (1327). — **Б. И. Лактионов.** Новый для флоры Украины вид — *Monochoria korsakowii* Regel et Maack. (1332). — **Э. Т. Конгар.** К познанию североамериканских видов секции *Aconogonon* Meisn. рода *Polygonum* L. (1333).

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ 1340

В. И. Бурчак-Абрамович. *Н. И. Чопик.* Редкие растения Украины, 1970. (1340). — **Б. М. Миркин.** (Рецензия). Теоретические вопросы фитоиндикации, 1971. (1342).

ХРОНИКА 1345

С. С. Харкевич и А. К. Ющенко. Перспективы развития географической сети заповедников в Украинской ССР. (1345).

ВО ВСЕСОЮЗНОМ БОТАНИЧЕСКОМ ОБЩЕСТВЕ 1352

В. С. Порфирьев и К. В. Николаева. Заседание памяти Сергея Яковлевича Соколова. (1352).

Адрес Редакции Ботанического журнала:
199164. Ленинград, Менделеевская лин., д. 1

Зав. Редакцией *М. П. Тулина.* Технический редактор *Г. А. Смирнова*
Корректоры *Ф. Я. Петрова* и *Г. И. Суворова*

Сдано в набор 14 VII 1972 г. Подписано к печати 5/X 1972 г. Формат бумаги 70×108$^1/_{16}$. Печ. л. 9$^1/_2$+ +5 вкл. ($^5/_8$ печ. л.)=14.17 усл. печ. л. Уч.-изд. л. 15.92. Тип. зак.1231. М-10258 Тираж 2548

1-я тип. издательства «Наука». 199034, Ленинград, 9 линия, д. 12

3 НОЯ 1 72